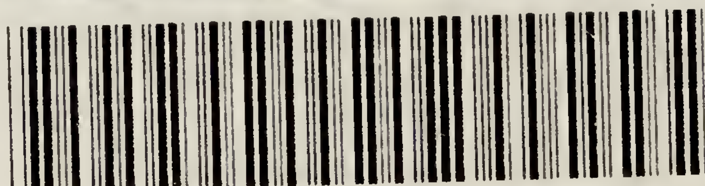
A. STEUER
LEITFADEN DER PLANKTONKUNDE





LEITFADEN

DER

PLANKTONKUNDE

VON

Dr. ADOLF STEUER
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT INNSBRUCK

MIT 279 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1911

(9237)

1 535 969.

VORWORT.

Die freundliche Aufnahme, welche meine „Planktonkunde“ in Fachkreisen gefunden, und der spezielle Wunsch des Verlages waren für die Herausgabe dieses wesentlich gekürzten „Leitfadens“ maßgebend.

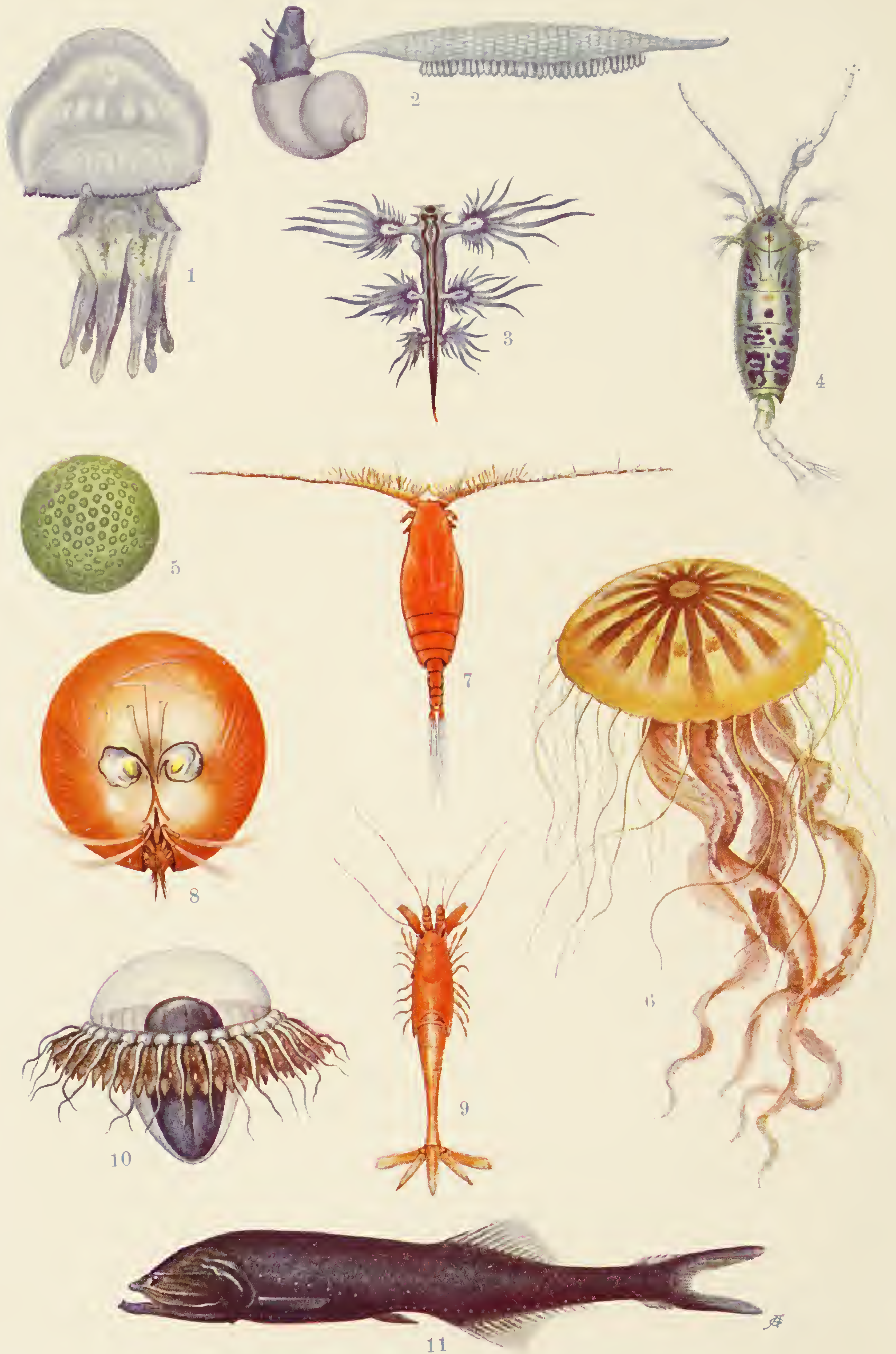
Bedeutende Kürzungen wurden hauptsächlich im II. Kapitel (Das Wasser) und im VIII. Kapitel (Temporale Planktonverteilung) vorgenommen, die Literaturlisten bis auf eine (Seite 5 und 6) fortgelassen. Dagegen wurde die Zahl der bildlich dargestellten Planktontypen nur wenig verringert. Wesentliche textliche Änderungen sind nicht vorgenommen worden. Der sehr niedrig angesetzte Preis soll die Anschaffung des Buches einem größeren Leserkreise ermöglichen: es soll nun auch den unserem Spezialgebiete Fernerstehenden zu einer allgemeinen Orientierung über den Gegenstand Gelegenheit geboten sein.

Innsbruck, im Sommer 1910.

ADOLF STEUER.

INHALTS-ÜBERSICHT.

Färbung mariner Planktonten.



Blaue und violette Oberflächenformen:
1. *Rhizostoma pulmo* (Nach Schmeil).
2. *Janthina fragilis* (Nach Leunis und Lesueur).
3. *Glaucus eucharis* (Nach Lesueur).
4. *Anomalocera patersoni* (Nach Giesbrecht).

Grüne Planktonten:
5. *Halosphaera viridis* (Nach Schmitz).

Gelbe und braune Organismen:
6. *Chrysaora mediterranea* (Nach Haeckel).

Rote Tiefseeformen:
7. *Gaetanus kruppi* (Nach Lo Bianco).
8. *Gigantocypris agassizi* (Nach Müller).
9. *Eucopia australis* (Nach Lo Bianco).

Dunkelviolette, purpurne oder schwarze Tiefseetiere:
10. *Atolla chuni* (Nach Vanhöffen).
11. *Cyclothone livida* (Nach Brauer).

Kapitel I.

Einleitung.

Die Planktonkunde oder Planktologie befaßt sich mit der Erforschung jener im freien Wasser schwebenden, größtenteils mikroskopischen Lebewesen, die wir heute mit dem Namen Plankton bezeichnen. Der Ausdruck Plankton wurde im Jahre 1887 von dem Kieler Physiologen V. Hensen in die Wissenschaft eingeführt und stammt von dem griechischen *πλάζω* (herumirren), *πλαγκτός* (herumirrend).[1]) Hensen nennt Plankton „Alles, was im Wasser treibt", im Gegensatze zu dem Festsitzenden, auf dem Boden Kriechenden, oder dem, was eigene Bahnen, unabhängig von Wind und Strömungen, verfolgt.

Die Planktonorganismen oder Planktonten sind also größtenteils kleine Lebewesen, die ohne Eigenbewegung oder ungeachtet derselben hilflos im Wasser treiben wie der edle Dulder Odysseus, „*ὃς μάλα πόλλα πλάγχθη*", und die Planktologie ist demnach die Lehre von den schwebenden Wasserorganismen.

Die Kenntnis der Planktonorganismen ist älter, als man vermuten würde. Schon bei Plato (geb. 429 v. Chr.) finden wir (Philebus 21 c) die „*ἁλιπνεύμονες*", die Seelungen (pulmones marini der Römer) erwähnt, die Schirmquallen (s. Fig. 1 der Farbentafel). Älian erzählt im 3. Jhh. n. Chr. von einem Seegewächse, dessen mohnkopfartige Frucht ein flimmerndes, nächtliches Licht ausstrahle; ich vermute, daß es sich hier um die *Salpa africana-maxima* des Mittelmeeres gehandelt haben dürfte.

Ohne Zweifel hatten die Alten nicht nur vom „Makroplankton" (Großplankton), wozu u. a. Schirmquallen und Salpen gehören, sondern auch von den mikroskopischen Planktonten des Süß- und Seewassers eine einigermaßen klare Vorstellung. Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir bei den von Aristoteles (geb. 384 v. Chr.) gebrauchten Ausdrücken *ἀφύη* und *ἀφρός* („Fischbrut" oder „Schaum des Meeres" der Übersetzer) zunächst an Plankton denken.

Die genauesten Kenntnisse von der Existenz des Planktons, lange noch bevor die Wissenschaft sich mit seiner Erforschung befaßte,

1) Wohl nicht von *πλανάω* (herumirren), wie Hensen angibt.

dürfen wir bei den Berufsfischern vermuten. Denselben ist z. B. bekannt, daß gewisse pelagische Fische den Planktonschwärmen nachziehen.

Sogar einzelne mikroskopische Planktonten wissen die italienischen Fischer mit Namen zu benennen. „Punti verdi“ nennen z. B. die Neapler Fischer die *Halosphaera viridis* (Fig. 5 der Farbentafel) und die „fliegenden Copepoden“ unserer Adria (*Anomalocera patersoni*) heißen bei den Fischern von Rovigno „ociussi“ (Fig. 4 d. Farbentafel).

Die wissenschaftliche Erforschung des Planktons aber beginnt erst mit der Erfindung des Mikroskops (A. van Leeuwenhoek, 1632—1723), allerdings zunächst in dem beschränkten Maße genauer Beschreibung, sorgfältiger Zeichnung und gewissenhafter Katalogisierung der gefundenen Formen. Die umfassende, zielbewußte Erforschung der „pelagischen“ Lebewelt, speziell der marinen (von πέλαγος, das Meer), ist kaum viel älter als 60 Jahre.

Im Jahre 1845 begann Johannes Müller auf Helgoland mühsam durch „mikroskopische Untersuchung des eingebrachten Seewassers“ Echinodermenlarven zum Studium ihrer Entwicklung zu sammeln und sprach damals zu seinem Schüler E. Haeckel die denkwürdigen Worte: „Da können Sie noch viel tun; und wenn Sie erst recht in diese pelagische Zauberwelt hineinkommen, werden Sie bald sehen, daß man nicht wieder davon loskommen kann.“

An die Stelle der primitiven, ursprünglichen Fangmethode trat später die „Fischerei mittels des feinen pelagischen Netzes“, dessen sich Johannes Müller und seine Schüler mit bestem Erfolge bedienten, ja das „Müllersche Netz“ bildete von nun ab eines der wichtigsten Instrumente aller an die See ziehenden Zoologen. Sie wählten ihre Studienobjekte schon damals mit Vorliebe aus der fast unerschöpflichen Formenmannigfaltigkeit des „pelagischen Auftriebes“, wie damals das Plankton allgemein genannt wurde, weil man meinte, es lebe ausschließlich an der Oberfläche des Meeres. Da machte man bei den Tiefenlotungen der Korvette „Gazelle“ (1874—76) die Beobachtung, daß sich an der Lotleine am häufigsten aus Tiefen von 800 bis 1500 Faden bisher unbekannte Siphonophoren verfangen hatten. Das ließ schon das Vorkommen pelagischer Tiere auch in tieferen Wasserschichten vermuten.

Als nun gar zur selben Zeit, reich mit Schätzen beladen, die Challenger-Expedition (1873—76) heimkehrte, wußten die beiden Zoologen derselben, Thomson und Murray, zu berichten, daß das Meer bis zu 1000 Faden Tiefe von Plankton bevölkert sei. „Wir haben nirgends eine wirklich unfruchtbare, von organischem Leben

entblößte Region angetroffen"; ja sogar eine spezielle pelagische Tiefenfauna war entdeckt worden.

Für das lebhafte Interesse, das man fortan der Planktonforschung entgegenbrachte, spricht die Entsendung der deutschen National-Expedition unter Hensens Leitung (1889), die sich ausschließlich mit dem Studium des nordatlantischen Planktons zu befassen hatte, und auch bei allen folgenden, in schönem Wettstreit von den verschiedensten Staaten ausgerüsteten, wissenschaftlichen Expeditionen bildete die Erforschung des Planktons einen wichtigen Programmpunkt; wir nennen u. a. die österreichische Pola-Expedition (1890—97), die deutsche Tiefsee-Expedition (Valdivia, 1898—99), ferner die Reisen des Fürsten von Monaco (seit 1885), Nansens Nordpolfahrt auf der Fram (1893—96), die Serie der antarktischen Expeditionen: Belgica (1897—99), Scotia (1903—4), die schwedische, französische, englische und deutsche antarktische Expedition der Jahre 1901—1903, die internationalen Terminfahrten zur Erforschung der Nordmeere seit 1901.

Ja über dem intensiven Studium des marinen Planktons vergaß man das Nächstliegende: die Erforschung der Planktonverhältnisse unserer heimischen Süßwasserseen.

Es sind vorzüglich Forel, Weismann und Fritsch, die wir als Begründer der modernen Limnologie anzusehen haben.

Heute hat bereits jeder Kulturstaat einen Stab von tüchtigen Planktologen aufzuweisen, fast an sämtlichen biologischen Stationen, die in den letzten Dezennien an den Meeresküsten und an den Ufern der Seen und Flüsse errichtet wurden, wird über Plankton gearbeitet. Vielfach hat sich die Planktologie in den Dienst der Praxis gestellt, und es darf wohl behauptet werden, daß sie zu dem Aufschwung, den die marine wie die Binnenfischerei genommen, ihr gut Teil beigetragen hat.

* * *

Wenn wir die gesamte Welt des Lebendigen (Bios des Aristoteles) nicht nach systematischen, sondern nach ethologischen[1]) Gesichtspunkten ordnen wollen, werden wir zunächst zwei Hauptgruppen zu unterscheiden haben: die Gesamtheit der landbewohnenden Organismen (Geobios oder Terrestrial) und die Lebewelt des Wassers (Hydrobios). Die letztere wird wieder unterzuteilen sein in: Halobios,

1) Ethologie (von ἔϑος, Gewohnheit), früher schlechtweg Biologie genannt, ist die Lehre von den gesamten Lebensverhältnissen der Tiere. Sie zerfällt in die Oecologie (bzw. Chorologie), die sich mit der Erforschung der Beziehungen der Tiere zu ihrem Aufenthaltsorte und mit deren Verbreitung, und in die Trophologie, die sich mit der Erforschung der Nahrung zu befassen hat.

d. i. die marine Flora und Fauna, und Limnobios, die Pflanzen- und Tierwelt des süßen Wassers.

Im besonderen werden wir in dem Lebensbezirk des Hydrobios zu unterscheiden haben: die nichtschwimmenden Organismen oder das Benthos, das sind solche Organismen, die sich nicht dauernd vom Substrat freimachen können, und das Pelagial, das sind alle jene Tiere und Pflanzen, die, unabhängig vom Substrat, schwimmend oder flottierend im Wasser leben.

Nach ihrer mehr oder minder innigen Verbindung mit dem Substrat können wir die benthonischen Organismen wieder unterteilen in sessile (festsitzende) und vagile (kriechende, laufende), ferner nach ihrer Abhängigkeit vom Lichtgenuß und damit nach ihrer Verbreitung in die Tiefe in ein Litoralbenthos oder Litoral und ein Abyssalbenthos oder Abyssal.

Speziell für das Süßwasser wird von Frenzel statt „litoral" der Ausdruck „vadal" vorgeschlagen.

Das Pelagial zerfällt wieder in ein Nekton und Plankton, und wir zählen unter die nekterischen Organismen nach Haeckel die aktiv schwimmenden, unter die planktonischen oder ploterischen die passiv treibenden Organismen.

Im Plankton des Meeres oder Haliplankton (Gegensatz: das Limnoplankton des süßen Wassers) haben wir noch das ozeanische oder Hochseeplankton von dem neritischen oder Küstenplankton abzutrennen. Im Limnoplankton unterscheiden wir ein Seenplankton oder Eulimnoplankton, ein Teichplankton oder Heleoplankton[1]) und ein Flußplankton oder Potamoplankton. Endlich werden wir noch als Übergang zwischen dem neritischen Haliplankton und dem Potamoplankton das Plankton des Brackwassers oder das Hyphalmyroplankton zu besprechen haben.

Eine Übersicht über die Stellung des Planktons in der Lebensgemeinde unserer Erde gibt die nebenstehende Zusammenstellung.

Es scheint mir nicht überflüssig, wenn ich noch auf den Wert der Systematik für die Planktonkunde hinweise.

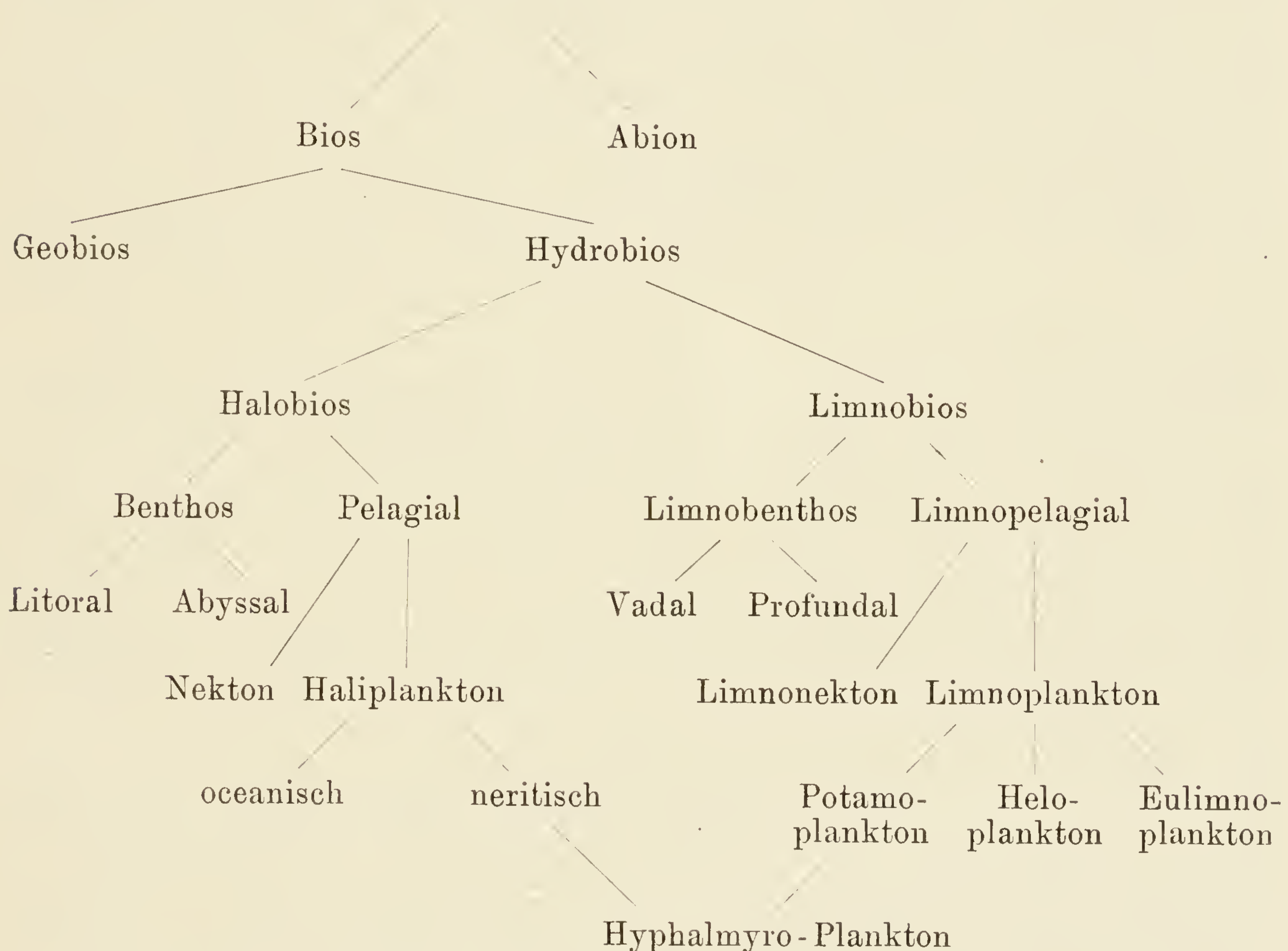
Richtige Bestimmung der Planktonten ist die erste, wichtigste, freilich bisweilen nicht mühelose und selten genügend gewürdigte Vorarbeit für weitere planktonische Studien.

Es gibt kein zusammenfassendes Werk, nach dem sich gegenwärtig jeder Limno- oder Haliplanktont sicher bestimmen ließe. Eine eingehende Kenntnis der gesamten Spezialliteratur ist die notwendige

1) Von ἕλος (Teich), daher besser Heloplankton (Volk).

Vorbedingung jeder richtigen Bestimmung. Bei der großen Menge der jetzt schon bekannten Planktonarten ist eine Beherrschung der ganzen, vorliegenden Literatur dem einzelnen nicht mehr möglich. Das Bestreben gewissenhafter Bestimmung führt daher jeden notwendigerweise zur Spezialisierung auf eine oder einige kleinere Gruppen von Planktonten.

Aus diesen Gründen können im folgenden nur einige der wichtigeren Arbeiten über die Systematik der Planktonten aufgezählt werden, die dem Anfänger nur zur ersten Orientierung dienen sollen. Außerdem werden noch solche größere Werke oder Zeitschriften namhaft gemacht, die sich ausschließlich oder doch größtenteils mit der Erforschung des Planktons befassen.



Literatur.

1. Apstein, C. Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer, 1896.
2. Blochmann, F. Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg, L. Graefe & Sillem, 1895.
3. Brandt, K., u. Apstein, C. Nordisches Plankton. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer (seit 1901) (Botan. Teil vollständig).
4. Brauer, A. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Jena, G. Fischer (seit 1909).

5. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches (Protozoen, einige Gruppen der Metazoen). Leipzig, C. F. Winter (seit 1859).
6. Bulletin du Musée Océanographique de Monaco. Monaco, Selbstverlag (seit 1904).
7. Chun, C. Wissenschaftliche Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition. Jena, G. Fischer (seit 1902).
8. Engler & Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien (Bakterien, Algen). Leipzig, W. Engelmann, 1897, 1900.
9. Eyferth, B. Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. 3. Aufl. Braunschweig, W. Schönichen & A. Kalberlah, 1900.
10. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben v. d. zool. Station in Neapel. Berlin, R. Friedländer & Sohn (seit 1880).
11. Forel, F. A. Le Léman. Lausanne, F. Rouge. 3 Bde. 1902.
12. Haeckel, E. Plankton-Studien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.
13. Hensen, V. Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldtstiftung. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer (seit 1895).
14. Johnstone, J. Contributions of live in the sea. Cambridge, University Press. 1908.
15. Kirchner, O. Die mikroskopische Pflanzenwelt d. Süßwassers. 2. Aufl. Hamburg, L. Graefe & Sillem, 1891.
16. Lampert, K. Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl. Leipzig, Tauchnitz, 1907—8.
17. Lemmermann, E. Phytoplankton d. Meeres. Abh. nat. Ver. Bremen. Bd. 16, 17, 1899, 1903.
18. Migula, W. System der Bakterien. Jena, G. Fischer, 1900.
19. Publications de circonstance. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Høst & Fils, Copenhague.
20. Report of the Challenger Expedition. Eyre & Spottiswoode, London (vollständig, seit 1881).
21. Revue, Internationale, der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig, W. Klinkhardt (seit 1908).
22. Rousseau, E. Annales de Biologie Lacustre. Bruxelles, F. Vanbuggenhoudt (seit 1906).
23. Schütt, F. Analytische Planktonstudien. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer, 1892.
24. Schurig, W. Plankton-Praktikum. Leipzig. Quelle & Meyer. 1909.
25. Seligo, A. Tiere u. Pflanzen des Seenplanktons. Mikrolog. Bibl. Bd. 3. Stuttgart 1908.
26. Steuer, Ad. Planktonkunde. Leipzig, B. G. Teubner, 1910.
27. Tierreich, Das. Eine Zusammenstellung u. Kennzeichnung d. rezenten Tierformen. Berlin, R. Friedländer & Sohn (seit 1896).
28. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Herausgegeben v. d. Kommission z. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel und der Biolog. Anstalt auf Helgoland. Kiel, Schmidt u. Klaunig (früher unter anderem Titel) (seit 1873).
29. Zacharias, O. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. 2 Bde. Leipzig, J. J. Weber, 1891.
30. Zacharias, O. Archiv für Hydrographie u. Planktonkunde. Stuttgart, E. Schweizerbart (früher unter anderem Titel) (seit 1893).
31. Zacharias, O. Das Süßwasserplankton. Leipzig, B. G. Teubner, 1907.

Kapitel II.

Das Wasser.

Das Studium des Hydrobios ist seit langer Zeit eine der vornehmsten und schönsten Aufgaben der Naturforschung, und wenn auch die schon von den Schullaboratorien ab etwas einseitige Bevorzugung der Wasserfauna dem Zoologen von heute vielfach den Spottnamen eines „Wasserzoologen" eingetragen hat, so können wir dieser Erscheinung ihre Berechtigung nicht versagen. Verlegt doch ein, ich möchte sagen, frommer Forscherglaube in Übereinstimmung mit den Mythen vieler Kulturvölker den Ursprung alles Lebens in das Meer, und darum ist es wohl für den Biologen naheliegend, vor allem an den Bewohnern dieser Urheimat des Lebens das Leben selbst in seiner reichsten Mannigfaltigkeit zu beobachten.

Aber auch in bezug auf die räumliche Ausdehnung seines Wohngebietes steht das Hydrobios an erster Stelle: 73 % der Erdoberfläche ist von Wasser bedeckt; davon entfallen ungefähr 35 % auf den Pazifik, 18 % auf den Atlantik, 15 % auf den Indik und je 4 % auf das nördliche und südliche Eismeer. Dabei drängen sich die Festlandmassen auf der nördlichen Halbkugel zusammen; sie ist daher wasserärmer als die südliche. In Zahlen ausgedrückt stellt sich für die Wasserbedeckung südlich des Gleichers zu jener nördlich desselben das Verhältnis wie 10:7.

Wie in seiner horizontalen Entfaltung geht der Pazifik auch in seiner Ausbreitung in die Tiefe (Maximum Nerotiefe in der Nähe der Insel Guam: 9636 m) den übrigen Ozeanen voran.

Im Verhältnis zu den riesigen Dimensionen dieser Becken, deren Wasser an dem großen Kreislauf des flüssigen Elementes auf unserem Erdballe die Hauptrolle zufällt, muß uns ein Süßwassersee in seinen physikalischen und biologischen Verhältnissen wie ein Mikrokosmus erscheinen, wie „eine Welt, die sich selbst genügt". Ist doch der gewaltigste See (Kaspi) nur 439418 qkm groß und für die vergleichsweise geringen Tiefen sind folgende Zahlen beweisend: Baikalsee 1373 (nach a. A. 1447) m, Kaspi 1098 m, Comersee 409 m, Michigan 300 m, Bodensee 252 m, Plöner See 60,5 m.

Aber gerade der Umstand, daß sich im Süßwasser die Lebensprozesse auf einem beschränkteren Raume und infolge eines geringeren

Formenreichtums in weit übersichtlicherer Weise abspielen, erhebt die Ergebnisse der Limnologie in gewissem Sinne zu Fundamenten und Prüfsteinen der komplizierteren, ozeanographischen Forschungsresultate.

1. Wassertiefe und Lotung.

A. Apparate.

Für die Planktonforschung ist es unumgänglich notwendig, sich zunächst über die Tiefenverhältnisse des zu untersuchenden Gebietes zu orientieren. Namentlich im Meere sind, wenn es sich um größere Tiefen handelt, Seekarten nicht immer ganz verläßlich, und die durch Nichtloten ersparte Zeit hat man oft mit Beschädigungen oder gar Verlust der feinen Planktonnetze teuer zu bezahlen.

Die Tiefe eines Gewässers festzustellen, scheint dem Laien keine schwierige Aufgabe zu sein; dies gilt aber nur in seichteren Seen, wo wir mit einer einfachen, in Abständen von je einem Meter abgeteilten, mit irgendeinem Eisenstück beschwerten Leine auskommen.

Denkt man sich vom Ufer bzw. von der Küste gegen das freie Wasser die Punkte gleicher Tiefen durch Linien miteinander verbunden, so erhält man Isobathen, die, in eine Karte eingezeichnet, ein um so genaueres Bild des Bodenreliefs geben werden, je zahlreichere Lotungen gemacht wurden.

Wenn es sich um größere Tiefen handelt, also namentlich im Meere, genügt die einfache Lotleine nicht; an ihre Stelle treten komplizierte Lotmaschinen, so die von Lucas, Leblanc und Sigsbee. Ein Zählwerk registriert hier die Umdrehungen des Meßrades, auf welchem der Lotdraht läuft. Statt der Lotleine wird nämlich gegenwärtig ausschließlich Klaviersaitendraht benützt. An seinem Ende ist das eigentliche Tiefenlot befestigt. Dieses besteht im wesentlichen aus einem schweren Metallstab oder einer Eisenröhre, die von einem oder mehreren Sinkgewichten umscheidet ist. Letztere haben die Bestimmung, den Lotdraht in die Tiefe hinabzuziehen, sodann am Grunde liegen zu bleiben, um die Drahtleitung für das Aufwinden zu entlasten.

B. Ergebnisse.

Die Mächtigkeit der Wasserschicht ist nicht ohne Einfluß auf das sie beherbergende Plankton: je geringer sie ist, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß das Plankton mit Grundformen untermischt ist.

Einige Planktonten (z. B. manche Diaptomiden) sind in ihrem Vorkommen wesentlich von der Tiefe der Seen abhängig. Das gilt

namentlich in Seen der südlicheren Breiten, während dieselben Formen in kälteren Zonen auch seichtere Becken bewohnen.

Eine mitten in einem See oder Meeresabschnitt bis gegen den Wasserspiegel reichende Bodenerhebung kann eine qualitative oder quantitative Ungleichmäßigkeit in der Planktonverteilung bedingen, die uns so lange unverständlich bleiben muß, als wir nicht durch vorgenommene Lotungen über das Bodenrelief orientiert sind.

Wir werden später wiederholt von den vielfachen Wechselbeziehungen zwischen Plankton und Benthos zu sprechen haben; es sendet einerseits das Benthos immerzu ein Heer von jugendlichen Emigranten ins freie Wasser, andererseits ist das sessile Benthos bezüglich seiner Ernährung größtenteils auf das Plankton angewiesen, das ihm der blinde Zufall zuführt. Es wird sich daher dort am üppigsten entfalten, wo ein dichter Regen von Planktonleichen zu Boden fällt, wie das namentlich dort der Fall ist, wo Ströme von sehr verschiedener Temperatur sich berühren und „stenotherme", d. h. auf eine bestimmte Temperatur abgestimmte Planktonten in großen Massen zugrunde gehen. Doflein vermutet, daß manche der faunenreichen Bänke, welche an der japanischen Küste und in anderen Gegenden sich gerade an Stellen erheben, wo Strömungen von verschiedener Temperatur zusammenstoßen, diesem seit Jahrtausenden anhaltenden organischen Regen ihre Entstehung verdanken.

Von nicht zu unterschätzendem Vorteil ist für den Haliplanktonforscher die Untersuchung der mit dem Lot aufgebrachten Bodenproben, in denen vielfach Reste abgestorbener Planktonten zu finden sind. Der Ozeanograph unterscheidet, wie später noch ausführlicher mitgeteilt werden soll, unter den ozeanischen Bodenablagerungen einen Globigerinen-, Pteropoden-, Diatomeen- und Radiolarienschlamm. Viele der planktonischen Protisten kannte man zuerst aus den marinen Sedimenten oder gar als Fossilien,

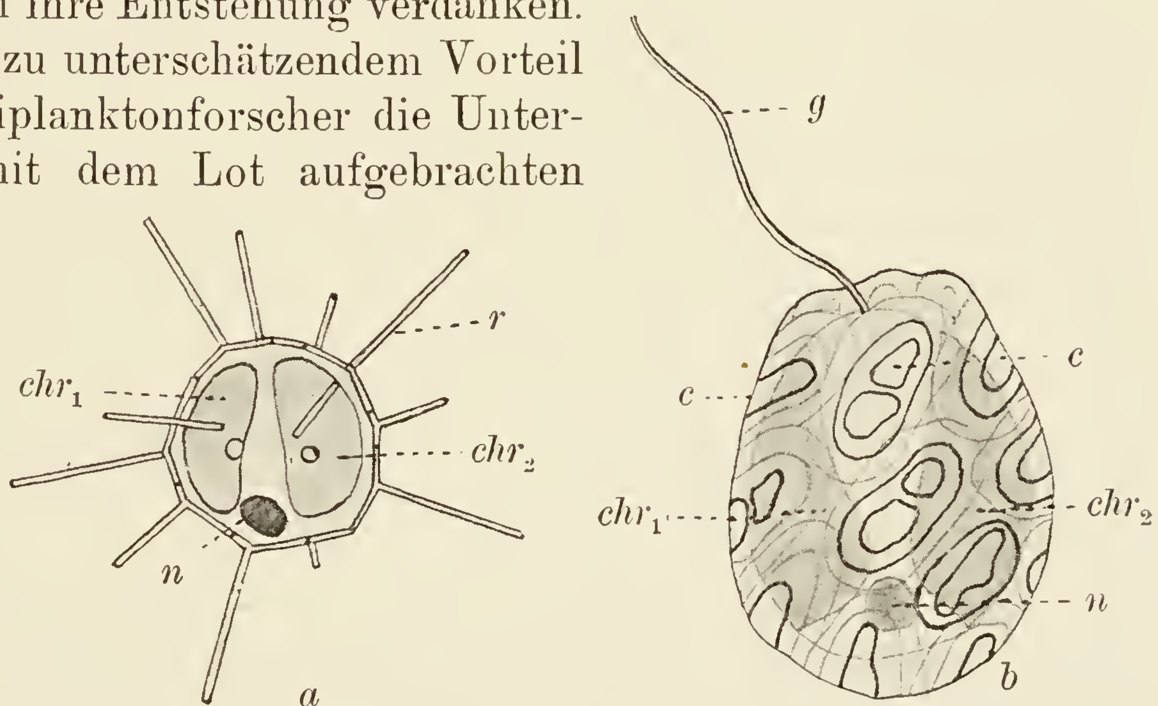


Fig. 1. Coccolithophoriden. *a Rhabdosphaera stylifer Lohmann*, *b Coccolithophora wallichi Lohmann*. (Nach Lohmann.) *n* Kern, chr_1 chr_2 die beiden Chromatophoren, *r* Rhabdolithenstiel, *c* Coccolithen, *g* Geißel.

und erst später entdeckte man sie als heute noch lebende Organismen im Plankton. Sehr bezeichnend ist diesbezüglich die Entdeckungsgeschichte der Coccolithophoriden (Fig. 1a, b). Die Coccolithen wurden 1836 von Ehrenberg in der Kreide entdeckt und für unorganische Elemente gehalten. Erst 20 Jahre später zeigten Huxley und Wallich, daß Coccolithen auch in den heutigen Meeren vorkommen, und Wallich führte auch (1865) den Nachweis, daß sie Skeletteile kleiner, an der Meeresoberfläche lebender, also planktonischer Organismen sind.

Eine genaue biologische Kenntnis der Planktonten ist auch der Geologie förderlich und führte vor allem zu einem etwas vorsichtigeren Gebrauch des Wortes „Tiefseeablagerung“.

Der Vergleich rezenter und fossiler Formen dürfte endlich auch einer „Paläobiologie“ vielfach wertvolle, neue Gesichtspunkte schaffen.

Während die kalkhaltigen Meeresablagerungen zum großen Teile von Planktonten herrühren, ist bisher ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Limnoplankton und Bodensedimenten nicht beobachtet worden. Tatsächlich enthalten ja die Limnoplanktonten fast nie Kalk, sondern nur Kieselsäure, Chitin und Zellulose. Dementsprechend stammen auch die Kalkablagerungen in unseren Seen nie vom Plankton, sondern von Bodentieren oder Bodenpflanzen, Mollusken und Algen (Kalkmergel).

Immerhin ist auch für die Limnoplanktologie die gelegentliche Untersuchung von Bodenproben nicht wertlos. Bolochontzew macht z. B. auf Grund seiner Untersuchungen russischer Seen darauf aufmerksam, daß im Phytoplankton der Seen mit sandigem, schlammigem oder lehmigem Boden Schizophyceen und Diatomeen vorherrschen, während in Sphagnumseen, die sich zwischen Sphagnummooren befinden, Desmidiaceen und Chlorophyceen dominieren. Nach Bachmann ist neben dem Rotsee der Schönenbodensee (ein Flachmoorsee, in 1204 m Höhe gelegen, der einzige Schweizer See mit üppiger Desmidiaceenflora) durch das Fehlen typischer Planktondiatomeen ausgezeichnet.

Schließlich müssen wir noch auf die Wichtigkeit regelmäßiger Pegelbeobachtungen namentlich an Flüssen, periodischen und tropischen Seen aufmerksam machen, da erhebliche, jährliche Niveauschwankungen das Plankton ebenfalls zu beeinflussen vermögen. Die Bedeutung einer zeitweiligen Trockenlegung für das Gedeihen der gesamten Kleintierwelt haben die praktischen Teichwirte längst erkannt; in Verbindung mit entsprechender Düngung des Teichbodens vermag man auf diese Weise die Produktion der „Urnahrung“ und damit den Gesamtertrag der Fischteiche bedeutend zu steigern.

2. Die chemische Zusammensetzung des Wassers.

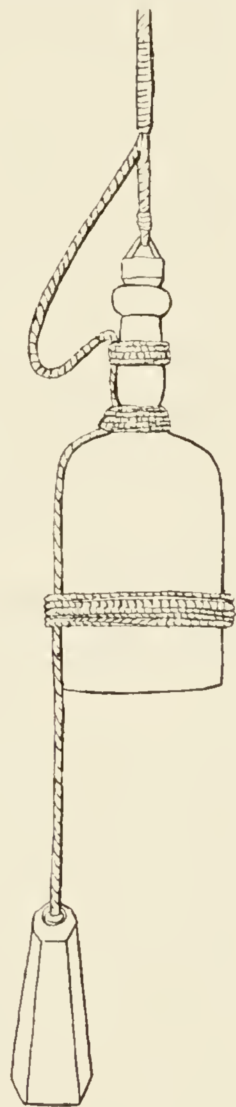
Wenn wir mit Hensen das freie Flottieren in einem von allen Seiten gleichartig einwirkenden Medium für die charakteristischste Eigenschaft des Planktons ansehen, dann wäre eine gleichmäßige und auch gleichartige Verteilung des Planktons in den Meeren wie im Süßwasser, und zwar in horizontaler wie in vertikaler Richtung nicht undenkbar. Da dem nicht so ist, werden wir an nicht vollkommen gleichartig wirkende äußere Faktoren zu denken haben; und diese sind, wie wir im folgenden sehen werden, recht mannigfacher Art.

Wir beginnen mit dem Studium der chemischen Zusammensetzung des Wassers.

A. Apparate.

Im einfachsten Falle werden wir möglichst weit vom Ufer oder von der Küste sorgfältig Wasser schöpfen und dieses in größerer, für die chemische Untersuchung hinreichender Menge (etwa 20 l), in Glasballons gut verschlossen, der chemischen Untersuchung überweisen.

Aus geringeren Tiefen kann man Wasserproben mit Hilfe der Meyerschen Stöpselflasche (Fig. 2) erlangen. Es ist dies eine starke, ca. 1 l fassende Flasche, welche dicht oberhalb des Senkbleies an die Lotleine festgebunden ist. Ein guter Korkstöpsel wird mit einem dünnen, ca. 30 cm langen Faden ungefähr 1 m höher als die Flasche an der Lotleine befestigt. Ist die Flasche geschlossen, so hängt der Teil der Lotleine zwischen der Befestigungsstelle des Korkfadens und dem Halse der Flasche lose daneben. Die Flasche mit dem Senkblei wird dann durch die Korkschnur getragen. Hat die Flasche die gewünschte Tiefe erreicht, so entfernt man durch einen kräftigen Zug an der Lotleine den Kork aus der Öffnung des Flaschenhalses; alsbald sieht man die entweichenden Luftblasen aufsteigen. Erscheinen keine mehr, so kann man mit Sicherheit die Flasche als gefüllt annehmen und die Leine aufziehen.


Fig. 2. Meyers Stöpselflasche. (Nach Meyer.)

B. Ergebnisse.

Das Wasser in der uns geläufigen Form als Verbindung von Sauerstoff und Wasserstoff nach der Formel H_2O ist ein theoretischer Begriff und findet sich so nirgends vor. Jedes natürliche Wasser ist vielmehr ein Mineralwasser, wie solches

in seinen Extremen als Bitterwasser, Schwefelwasser, Säuerling, Stahlwasser und Soolwasser bekannt ist; unter die Soolwässer müssen wir auch das Meerwasser rechnen.

Nach Forel können wir das Medium des Hydrobios, das Wasser, mit der Lymphe im Blute des Tierkörpers vergleichen. So wie hier die verschiedenen Gewebe der einzelnen Organe aus der Lymphe die zu ihrer Ernährung notwendigen Stoffe ziehen und der Lymphe die Produkte ihrer Dissimilation geben, so ist in unserem Falle das Wasser das Medium, in welchem alle diese Reaktionen des Ernährungsprozesses für die darin wohnenden Organismen vor sich gehen. Es wird ein gewisser Zusammenhang bestehen zwischen der Menge des im Wasser vorhandenen „Rohmateriales" und der organisierten, lebenden Substanz, die sich aus ihm aufbaut; wir müssen annehmen, daß Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung des Wassers auch gewisse Verschiedenheiten in der Zusammensetzung seiner Organismenwelt bedingen, daß schließlich in jeder geschlossenen, hydrobiotischen Gemeinde, etwa in einem See, Teich oder Meeresabschnitt, die im Wasser enthaltenen Baumaterialien zwar in ihrer Menge bestimmten, gesetzmäßigen, periodischen Schwankungen unterliegen, der Hauptsache nach aber sich jahrein, jahraus gewöhnlich qualitativ und auch quantitativ nahezu gleich bleiben. Veränderungen in dem Verhältnis von Zufuhr und Abfuhr, Aufbau und Abbau der Baumaterialien werden auch in Veränderungen in Art und Menge des Hydrobios zum Ausdruck kommen.

Von diesen und ähnlichen Gesichtspunkten aus muß die genaue Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Wassers dem Planktologen von größter Wichtigkeit sein.

Wir beginnen mit der Untersuchung der chemischen Zusammensetzung des **süßen Wassers**.

Nach Forel enthält z. B. ein Liter Wasser des Genfersees in aufgelöstem Zustande:

In Gasform:

Sauerstoff	6,65 ccm
Stickstoff	14,69 „
Kohlensäure	2,85 „

An festen Substanzen:

Natrium- und Kaliumchlorid	1,8 mg
Schwefelsaures Natrium	15,0 „
„ Ammoniak	Spuren
„ Calcium	47,9 „

Salpetersaures Calcium	1,0 mg
Kohlensaures Calcium	73,9 „
Kohlensaures Magnesium	17,0 „
Kieselsäure	3,7 „
Tonerde und Eisenoxyd	1,9 „
Organische Materie, Verluste . . .	11,9 „
total	174,1 mg

Dabei ist die chemische Zusammensetzung des Wassers in der Seentiefe dieselbe wie an der Oberfläche, nur die Gase sind im Tiefenwasser reichlicher, speziell Sauerstoff (7,08 ccm) und namentlich Kohlensäure (5,28 ccm pro Liter) — wohl eine Folge der niederen Temperatur des Tiefenwassers, bei der die Löslichkeit für Gase bekanntlich größer ist. Berechnet man nämlich nach der Bunsenschen Formel die Quantität des Gases, welches das Wasser vermöge seines einfachen Kontaktes mit der atmosphärischen Luft in gelöstem Zustande auf der Höhe des Wasserspiegels des Genfersees enthält, so kommt man nach Forel zu folgenden Ziffern pro Liter:

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure
bei + 5° C . .	7,3 ccm	13,6 ccm	0,6 ccm
bei + 20° C . .	5,7 „	10,7 „	0,3 „

Im übrigen schwankt der Gasgehalt des süßen Wassers erheblich. Er ist mit Rücksicht auf die früher erwähnten Temperatureinflüsse im Winter größer als im Sommer, in den Hochgebirgsseen größer als in warmen Tieflandseen. Allerdings wird der Gas- bzw. Luftgehalt der Hochalpenseen wieder beeinträchtigt durch den verminderten Luftdruck, bei dem die Sättigung des Wassers mit Sauerstoff nur unvollkommen vor sich gehen kann, ferner durch Pflanzenarmut und den langen Eisabschluß. Allein diesen ungünstigen Faktoren wirken wieder entgegen die reinen, schäumenden und stäubenden, zufließenden Bäche, durch die einerseits nachteilig wirkende Oxydationsprozesse vermieden werden, wie sie sonst durch zuströmende Abwässer aus Städten und Fabriken eingeleitet werden, andererseits auf rein mechanischem Wege eine reichliche Durchlüftung, eine gründliche Vermischung von Wasser und Luft erzielt wird.

Im Plöner-See schwankt der Sauerstoffgehalt nach Voigt zwischen 2,3 und 12,35 ccm pro 1 l, in den Stuhmer Seen (Westpreußen) nach Seligo im Winter zwischen 0,428 und 12,6 ccm pro Liter; er nähert sich im Oberflächenwasser in der Regel der Sättigungsmenge, übersteigt dieselbe aber zuweilen nach dem Auftauen des Eises. Diese

Übersättigung des Wassers mit Luft, der Umstand also, daß der Sauerstoffgehalt des Wassers bisweilen weit höher steigt, als nach dem theoretischen Sättigungskoeffizienten zu erwarten ist, lenkte die Aufmerksamkeit der Forscher auf die Sauerstoffproduktion der mikroskopischen Planktonalgen.

Man hatte früher geglaubt, daß der Wechselverkehr mit der Atmosphäre den wichtigsten Regulator des Gasgehaltes des Wassers darstelle und sich vorgestellt, daß die im Übermaß entstandene Kohlensäure in jene entweiche und dem Bedarf entsprechend Sauerstoff durch Absorption aus der Atmosphäre aufgenommen werde. Die Diffusion, welche sich als Funktion der Gasdichte und des Absorptionskoeffizienten berechnen läßt, erfolgt indessen in größeren Tiefen viel zu langsam, als daß sie allein zur Deckung des Bedarfes der in diesen Tiefen lebenden Organismen ausreichen könnte; denn selbst die vertikalen, den Temperaturausgleich bewirkenden Strömungen, Wellenschlag und der Zufluß frischen Wassers aus Bächen und Flüssen, sind in vielen Fällen allein nicht imstande, den Gasverbrauch im Wasser zu decken. Und gerade in kleineren, reichbevölkerten Teichen ist nach den Untersuchungen Knauthes der Sauerstoffschwund ein außerordentlich lebhafter. In diesen Fällen haben wir die grünen Phytoplanktonten als die ausgiebigsten Sauerstofflieferanten anzusehen.

Die Beziehungen des Planktons zum Gasgehalt des Wassers wurden von M. Voigt am Plöner-See genau studiert. Im Winter (Dezember bis April) ließ sich im Wasser gar kein Kohlendioxyd nachweisen. Die Quantität des Phytoplanktons steht im engsten Verhältnis zur Menge der Kohlensäure, die ja von den Pflanzen aufgenommen wird. Zur Zeit des Produktionsmaximums des Phytoplanktons fehlt die Kohlensäure, weil sie unmittelbar nach ihrem Auftreten von den Pflanzen verbraucht wird. Aber nicht nur die jährlichen, sondern auch die täglichen Oszillationen des Gasgehaltes sind mit der Planktonverteilung in ursächlichen Zusammenhang zu bringen.

So hängt die abendliche Abnahme des Sauerstoffs und Zunahme des Stickstoffs an der Oberfläche wohl mit dem Aufstieg des Zooplanktons um diese Zeit zusammen. Nur während starker Algenwucherung ist der Überschuß an Sauerstoff so groß, daß sich der Konsum dieses Gases durch das Zooplankton erst während der Nacht fühlbar macht.

Auch der Gehalt des Süßwassers an gelösten festen Substanzen ist nach Ort und Zeit ein recht verschiedener.

Betrachten wir zunächst die Gesamtrückstände in Milligramm aus 1 l Wasser von verschiedenen Süßwässern.

	Durchschnittliche Tiefe in m	Gesamtrückstand	Davon anorg.	Davon organ.
Genfer See	300	174	164	10
Hallstätter See	100	138,9	121,8	17,1
		176,4	153,4	23,0
Plöner See	60	208	190	18
Katzensee	8	223,0	103,8	119,2
		193,8	113,2	80,6
Lützelsee	6	215,2	158,8	56,4
Unterpočernitzer Teich .	3	247	215	32
Donau bei Wien. . . .	3	172,1	166,5	5,6

Es zeigt sich, daß der Gesamtrückstand im großen und ganzen bezüglich seiner Quantität im verkehrten Verhältnis steht zur Tiefe des betreffenden Gewässers, und wir werden später sehen, daß normalerweise dasselbe Verhältnis auch bezüglich der Planktonproduktion statthat.

Nur die Flüsse machen eine Ausnahme: sie gleichen nicht nur bezüglich des geringen Rückstandes, sondern auch wegen ihrer meistens spärlichen Planktonproduktion den tiefen Seen.

Aus der Tabelle ist auch der nicht unerhebliche, jahreszeitliche Unterschied in den Mengenverhältnissen der gelösten festen Substanzen ersichtlich (Hallstätter- und Katzensee). Diese rühren teils her von dem durch die Zuflüsse zugeführten Detritus, teils von der abgestorbenen Uferflora und auch von den absterbenden Planktonten. Im allgemeinen wird sich der Sommer durch eine größere Lösungsfähigkeit für feste Substanzen, der Winter durch eine solche für Gase auszeichnen.

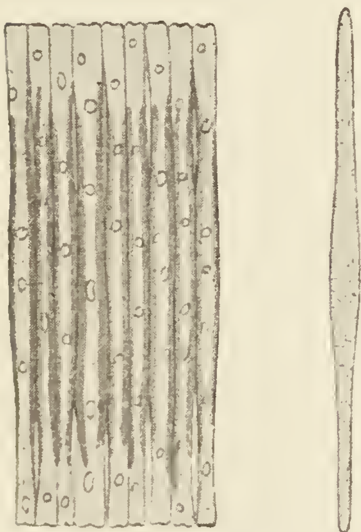


Fig. 3. *Fragilaria crotonensis Kitt.* (Nach Kirchner.)

Unter den mineralischen Bestandteilen interessiert uns zunächst der Gehalt des Wassers an Kieselsäure. Er beträgt z. B. im Hallstättersee 1,4—2,2, im Genfersee 3,7, in der Donau 4,8, im Plöner-See 5,2, in der Elbe 9,97 und im Unterpočernitzer Teich in Böhmen gar 12 mg.



Fig. 4. *Tabellaria fenestrata Kg.* (Nach Kirchner.) *a* Gürtelseite, *b* Schalenseite.

Da die Kieselsäure bekanntlich zum Aufbau des Diatomeenpanzers dient, werden wir versucht sein, aus einem hohen Gehalt des Wassers an Kieselsäure auch auf eine zeitweilig große Menge von Diatomeen zu schließen.

Das dänische Fureseeplankton bestand z. B. im September 1906 größtenteils aus *Fragilaria crotonensis* (Fig. 3) und *Tabellaria fenestrata* (Fig. 4). Anfang Oktober waren die Fragilarien von der Oberfläche

verschwunden, aber als abgestorbene oder absterbende Zellen (wasserhell, ohne Öltröpfchen und Chromatophoren) in ca. 30 m Tiefe zu finden, während an der Oberfläche damals ein ausgesprochenes *Tabellaria*- und *Melosira*-Maximum vorhanden war. Die chemische Untersuchung des filtrierten Wassers ergab den nebenstehenden Kieselsäuregehalt in 700 g.

Tiefe	Temperatur	Kieselsäuregehalt
0 m	12,8°	0,0016 mg
13 m	12,8°	0,0011 mg
17 m	12,8°	0,0012 mg
20 m	12,8° } Sprungschicht	—
23 m	9,6° } Sprungschicht	—
26 m	7,8° } Sprungschicht	—
30 m	7,4°	—
31 m	—	0,0030 mg

Es zeigte sich also, daß $2^1/_2$mal mehr Kieselsäure in der Wasserschicht mit den abgestorbenen Fragilarien vorhanden war als in den anderen Schichten. Weil die zahlreichen Bodenproben, die Wesenberg-Lund vom Furesee untersucht hat, nur ganz vereinzelte Schalen von *Fragilaria crotonensis,* dagegen große Mengen von *Melosira* usw. enthalten, glaubt er, daß die abgestorbenen Fragilarien in tieferen Wasserschichten in Auflösung sind und daß der größere Kieselsäuregehalt des Wassers hier jene Fragilarien als Hauptursache hatte (Karsten).

Die Diatomeen beeinflussen wieder, wenn sie in großen Massen auftreten, die Mengen der im Wasser enthaltenen stickstoffhaltigen Körper.

Nach Brandt enthalten von den Seen in Holstein die planktonreichen viel, die planktonarmen wenig Salpetersäure und salpetrige Säure.

Noch wenig geklärt ist die Frage über den Nutzen oder Schaden der einzelnen im Wasser gelösten Stoffe für den Bestand des Planktons. Knauthe weist im Anschluß an Susta auf den hohen Wert der Phosphorsäure für das Gedeihen verschiedener Planktonformen hin; auch der Magnesia dürfte eine ähnliche Bedeutung zukommen. Die moderne Teichwirtschaft verlangt u. a. zeitweilige Düngung, also Zuführung neuer, im Wasser nur spärlich vorhandener Stoffe, durch die die Anreicherung des Wassers mit „Urnahrung" gesteigert werden soll. In der Tat verdanken wir die besten Aufschlüsse über die Wechselbeziehung zwischen der chemischen Zusammensetzung des Wassers und der Produktion an lebender Substanz den im Interesse der praktischen Teichwirtschaft angestellten Versuchen. Darnach beseitigt man den Stickstoffmangel durch Zufuhr leicht löslicher bzw. gelöster, organischer Substanzen (Jauche, Fäzes aller Art, gutes Blut- oder Kadavermehl usw.). Von Mineralstoffen wird in kaliarmen Gegenden Chlorkalium empfohlen, und chinesische Fischzüchter halten auch Kochsalz für eine nützliche Zutat.

Einer der wichtigsten Bestandteile des Süßwassers ist jedenfalls der in ihm gelöste Kalk.

Bezüglich der Frage nach der Abhängigkeit gewisser Planktonten vom Kalkgehalt der Gewässer möchte ich auf die Verbreitung einer Cladocere, des *Holopedium gibberum* (Fig. 5) hinweisen, von dem Stingelin sagt: „Es hat den Anschein, als ob dieses Tier bloß in kalkarmen Gewässern sich wohlfühle, ist es doch bei uns (das ist in der Schweiz) wie auch anderwärts, zumeist nur in Seen der Urgebirge (Vogesen, Schwarzwald, Böhmerwald, Zentralalpen, Skandinavien, Rocky Mountains), noch nicht aber im Jura und in den Kalkalpen aufgefunden worden.“ Seligo fand diese Form in zwei kleinen westpreußischen Seen, deren Kalkarmut er ausdrücklich hervorhebt. Nach West soll die Abwesenheit von Kalk die Desmidiaceenvegetation begünstigen. Demgegenüber verweist allerdings Bachmann auf den schottischen Loch Balnagown (Insel Lishmore), der trotz seines hohen Kalkgehaltes reichlich Desmidiaceen beherbergt.

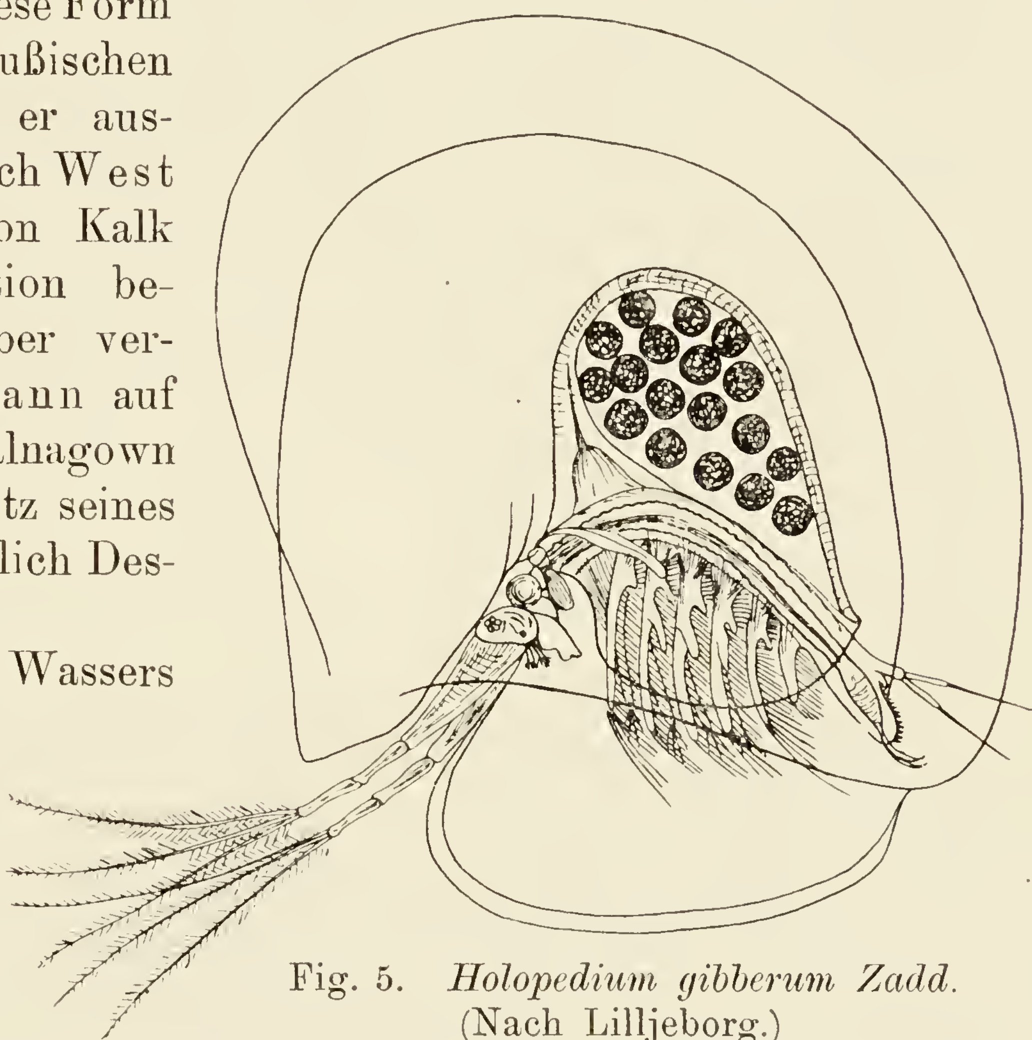


Fig. 5. *Holopedium gibberum Zadd.* (Nach Lilljeborg.)

Der Reichtum des Wassers an gelösten Mineralstoffen hängt von der Natur der Gesteine ab, über welche es strömt: in gipsreichen Gebieten steigt die Menge der gelösten Salze auf ein Maximum; sie sinkt im Kalkgebirge, um im Kieselgebirge das Minimum zu erreichen.

Wenn nun tatsächlich das Plankton qualitativ oder quantitativ von der chemischen Zusammensetzung des Wassers abhängig ist, dann wird es vielleicht möglich sein, das Plankton irgendeines Sees mit dem geologischen Charakter der Gegend, in der der See liegt, in nähere Beziehung zu bringen.

Es wäre eine lohnende Aufgabe, durch Zucht einzelner Planktonten in verschieden zusammengesetzten Nährlösungen ihren Bedarf an mineralischen Bestandteilen experimentell festzustellen.

* * *

Wir haben früher erwähnt, daß man das **Meerwasser** wegen seines Gehaltes an Kochsalz zu den Soolwässern zu zählen hat; doch gehört es zu den schwachen Soolen, denn es enthält im Mittel nicht über 3,5 % Salze, und zwar sind das hauptsächlich: Chlornatrium, Chlormagnesium, schwefelsaures Magnesium.

Daß das Seewasser durch die darin gelösten Salze schwerer wird, ist im Mündungsgebiet der Flüsse sinnfällig, wo es die tiefen Lagen einnimmt.

Im Seewasser ließen sich bisher 32 Grundstoffe nachweisen.

Die vornehmlich gelösten und die Seesalze bildenden Elemente sind folgende sieben: Chlor, Brom, Schwefel, Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium.

Nach den Ergebnissen der Challenger-Expedition finden wir ungefähr

	in 1000 g Wasser	in Prozent aller Salze
1. Kochsalz oder Chlornatrium $NaCl$ . . .	27,213	77,758
2. Chlormagnesium $MgCl_2$	3,807	10,878
3. Magnesiumsulfat $MgSO_4$	1,658	4,737
4. Gips oder Calciumsulfat $CaSO_4$	1,260	3,600
5. Kaliumsulfat K_2SO_4	0,863	2,465
6. Calciumkarbonat $CaCO_3$	0,123	0,345
7. Magnesiumbromür $MgBr_2$	0,076	0,217
	35,000	100,000

Nach dem Salzgehalt lassen sich in den Weltmeeren zwei Regionen unterscheiden:

1. eine Region zwischen den Tropen mit überwiegender Verdunstung und schwererem, salzreicherem Wasser;

2. eine Region der Pole mit überwiegenden Niederschlägen und daher leichterem, salzärmerem Wasser.

Daraus ergeben sich einerseits salzärmere, kühle Strömungen von den Polen zum Äquator, andererseits salzreichere, wärmere Strömungen vom Äquator zu den Polen.

Atlantik und Pazifik haben den größten Salzgehalt in den Passatregionen zu beiden Seiten des Äquators, weil hier die stärkste Verdunstung bei hoher Wärme stattfindet.

Der Salzgehalt der Nordsee beträgt ungefähr 3,4 %; er nimmt von Osten nach Westen zu.

Wie sehr der Salzgehalt die Planktonverteilung in der Ostsee beeinflußt, konnte Apstein auf den „Terminfahrten“ nachweisen; da zeigte es sich nämlich, daß die an das salzige Wasser der westlichen Ostsee

angepaßten Planktonorganismen in der östlichen Ostsee nur in den unteren, salzreicheren Schichten leben können.

Bezüglich der Verteilung des Salzgehaltes in vertikaler Richtung geht schon aus dem Mitgeteilten hervor, daß das oberflächliche, spezifisch leichtere Wasser salzärmer ist und demnach der Salzgehalt im allgemeinen nach der Tiefe zunimmt.

Nach Brandts Experimenten müssen wir die koloniebildenden Radiolarien als in hohem Grade „stenohalin" bezeichnen. „Wenn man Sphärozoen in eine Mischung von Seewasser mit etwas Süßwasser bringt, so sterben sie schon nach einigen Stunden." Brockmann, der mit Helgoländer Planktondiatomeen experimentierte, fand, daß solche Formen, die der Aussüßung am besten widerstanden (das sind solche, die erst bei 19,0—18,0 spez. Gew. starben), auch als Hauptvertreter des Phytoplankton im Brackwasser der Weser zu finden waren, so *Coscinodiscus*- und *Biddulphia*-Arten. Formen dagegen, welche schon bei einer Herabsetzung des spez. Gewichtes von 25,0 auf 24,8 bis 23,0 abstarben, fehlten dem Hyphalmyroplankton der Weser fast durchaus, wie z. B. *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, ferner *Guinardia* und *Eucampia*. „Die empfindlichen Arten sinken schon beim Eintritt in das Brackwasser zu Boden. Je weniger sie dagegen von einem bestimmten Salzgehalt abhängig sind, um so weiter vermögen sie ins Brackwasser vorzudringen. Aber auch solche Arten, die ihr Leben noch in schwach salzigem Wasser zu fristen vermögen, scheinen die Vermehrungsfähigkeit größtenteils einzubüßen (*Biddulphia sinensis*)."

Sehr gut gewöhnt sich unter den Zooplanktonten die Ohrenqualle, *Aurelia aurita*, an Brack- und Süßwasser und wandert in der Ostsee nach dem Finnischen und Bottnischen Meerbusen, wo der Salzgehalt bis auf $^1/_2$ % herabgeht, ja sie geht sogar in die Mündungen des Pregel- und Memelflusses, und im Kaiser-Wilhelm-Kanal (Fig. 6), in den im Mai 1895 Seewasser geleitet worden war, fanden sich schon im Anfang August des Eröffnungsjahres zahlreiche Quallen, *Aurelia* und *Cyanea*, sogar bis Rendsburg oder vielleicht noch weiter westlich, wie Brandt mitteilt. Auch die *Crambessa tagi* sucht sogar mit Vorliebe die Flußmündungen auf, und Haeckel fand sie im Tajo selbst.

Nicht wenige Meerestiere scheinen nur in der Jugend, eben während ihres ploterischen Lebens, besonders empfindlich gegen Salzgehaltsänderungen, also stenohalin zu sein und können erst im Alter ohne Schaden auch im Süßwasser existieren. Ich verweise diesbezüglich auf die Untersuchungen J. Loebs an *Fundulus*, einem amerikanischen Fisch, der sich um so empfindlicher gegen Wasserentziehung (durch Einsetzen in konzentriertere Salzlösungen) zeigt, je jünger er ist.

Andererseits hat man beobachtet, daß Süßwasserdaphnien wohl im Seewasser absterben, daß aber die aus den übrigbleibenden Eiern sich entwickelnde Brut eine Steigerung des Salzgehaltes ohne Schaden ertrug. „Das Individuum geht zugrunde, aber die Art paßt sich an" (J. Walther).

Das Vorkommen des Copepoden *Paracalanus* sowie der planktonischen Eier von Ostseefischen (Scholle, Flunder, Kliesche, Dorsch und Sprott) ist, wie wir den Ergebnissen der deutschen Terminfahrten

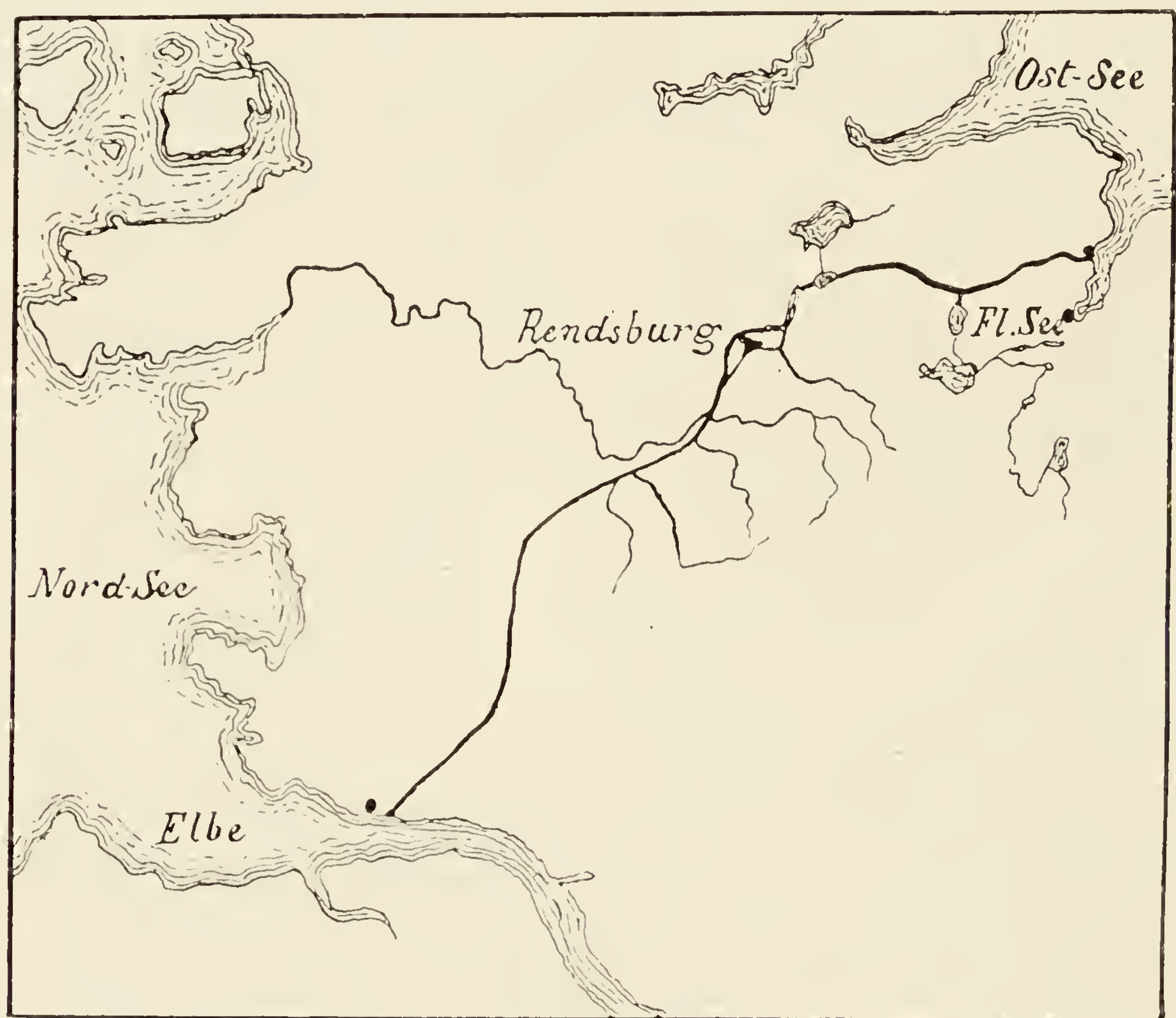


Fig. 6. Kartenskizze des Kaiser-Wilhelm-Kanales. (Nach Brandt.)

entnehmen, in hohem Grade abhängig von dem spezifischen Gewicht des Seewassers. Die erwähnten Planktonten finden sich allgemein nur in stärker salzhaltigem Wasser; in Wasserschichten unter 10 Promille Salzgehalt kommen durchweg keine Eier mehr vor. Dementsprechend nimmt die Zahl der schwimmenden Fischeier von der salzreichen westlichen Ostsee nach der salzärmeren östlichen beständig ab; in der letzteren finden sich die Eier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden.

Wie sehr der Salzgehalt die Menge der Eier beeinflußt, zeigt deutlich die nachstehende Skizze (Fig. 7), in der nach einer Arbeit von Ehrenbaum und Strodtmann die Beziehungen zwischen der

Dicke der stark salzhaltigen Meeresschichten und der Menge der Eier in der Ostsee während der „Terminfahrten" im Mai veranschaulicht werden.

Der obere Teil der Figur gibt für die einzelnen Stationen in Metern die Dicke der Wasserschichten wieder, deren Salzgehalt über 15 ‰ hinausgeht, für die östliche Ostsee sind außerdem auch die Schichten von 10—15 ‰ Salzgehalt in Schraffierung angefügt. Die Säulen der unteren Figur stellen die auf den Stationen gefangenen Eimengen dar, und zwar jedesmal die Durchschnittszahl der in einem Eiernetzzuge erbeuteten Eier. Wir sehen oben und unten die Höhe der Säulen fast in gleichem Verhältnis zu- und abnehmen.

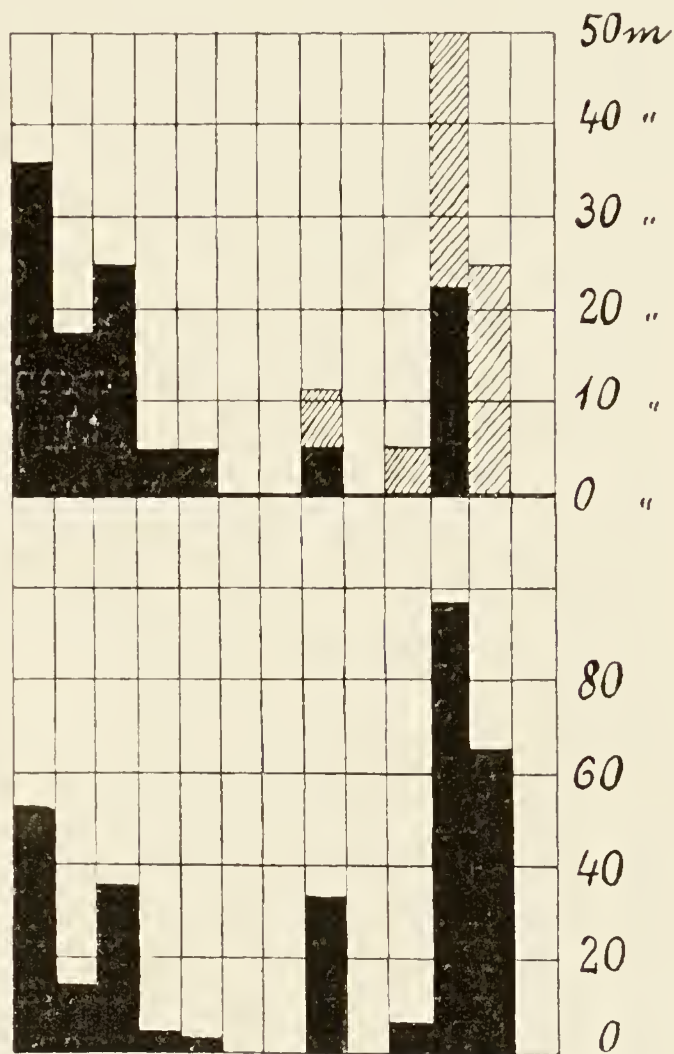


Fig. 7. Beziehungen zwischen der Dicke der stark salzigen Wasserschichten (oben) und der Menge der Fischeier in der Ostsee (unten). (Nach Ehrenbaum und Strodtmann.)

Nur für wenige Planktonten sind bezüglich des Salzgehaltes die Grenzwerte genauer bekannt. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen Schmidts bildet z. B. für die Leptocephalen ein Salzgehalt von 35,20 ‰ (und nebenbei bemerkt eine Temperatur von 7°) in 1000 m Tiefe die untere Grenze des Vorkommens. Daraus erklärt sich u. a. das Fehlen der Leptocephalen in der Nordsee.

Endlich scheint der Salzgehalt direkt auch die äußere Form und das Volumen bzw. die Größe der Planktonorganismen zu beeinflussen. Ehrenbaum berichtet z. B., daß die Größe der planktonischen Flundereier von der östlichen Ostsee nach der Nordsee abnehme.

Von höchster Bedeutung für das Leben des Haliplanktons ist die im Meerwasser gelöste Luft. Während in 100 Teilen atmosphärischer Luft 21 Teile Sauerstoff und 79 Teile Stickstoff vorhanden sind, ändert sich in den Ozeanen das Verhältnis zugunsten des Sauerstoffs, wenn auch Schwankungen in einzelnen Meeresteilen vorhanden sind.

Es zeigt sich, daß das Seewasser für Sauerstoff ein größeres Absorptionsvermögen besitzt als für Stickstoff und daß der Sauerstoffgehalt in den warmen Meeren etwas geringer ist als in den kalten,

was wohl auf die verschiedenen Temperaturverhältnisse zurückzuführen ist.

Nach den Beobachtungen der Challenger-Expedition nimmt der Sauerstoffgehalt nach der Tiefe allmählich ab. Nur zwischen 200 und 400 Faden (365—730 m) erfolgt die Abnahme rapid, sprungweise, um hier ein Minimum zu erreichen und nach der Tiefe allmählich wieder zu steigen, ohne aber das Oberflächenminimum auch nur entfernt zu erreichen.

Die deutsche Tiefsee-Expedition ist zu ähnlichen Resultaten gekommen. Bis zu 50 m Tiefe (also ungefähr in der Zone üppigsten Gedeihens der Planktonflora) ergab sich ein Sauerstoffgehalt von ungefähr 8 ccm im Liter Seewasser. Zwischen 50 und 300 m (das ist in einer Zone, die ungefähr mit der Ausbreitung der Schimperschen „Schattenflora" zusammenfällt) sinkt der Gehalt bis auf wenig mehr als 4 ccm, um endlich unter allmählicher Zunahme bei 4000 m sich auf ungefähr 5,5 ccm zu erheben.

Der hohe Sauerstoffgehalt der oberflächlichen Meeresschichten erklärt sich leicht aus der direkten Aufnahme aus der Atmosphäre sowohl wie aus der Tätigkeit der nur in den oberen, durchleuchteten Schichten vorkommenden, Sauerstoff produzierenden Phytoplanktonten.

Bei den Untersuchungen von Knudsen und Ostenfeld-Hansen „über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Sauerstoff- und dem Kohlensäuregehalt des Meerwassers und dem Plankton des Meeres" enthielt 1 Liter reines Meerwasser 6,27 ccm Sauerstoff, dieselbe Quantität mit Diatomeen dagegen im Licht nach 3 Stunden schon 17,27 ccm. Die Diatomeen hatten demnach in der kurzen Zeit 11 ccm Sauerstoff entwickelt.

Im allgemeinen wächst die Intensität des Stoffwechsels der Organismen mit abnehmender Größe nach einem bestimmten Gesetze. Der Sauerstoffverbrauch ist dementsprechend am bedeutendsten bei den Planktonbakterien; er beträgt pro Kilogramm organischer Trockensubstanz 300 000 000 mg. Als „minimalen stündlichen Lebensraum" bezeichnen wir die Wassermenge, die ein Tier mindestens pro Stunde braucht; er beträgt für Sauerstoff das 144,0 fache des Tiervolumens bei *Collozoum*, das 1,32 fache bei *Rhizostoma*, das 0,26 fache bei *Salpa tilesii*. Bemerkenswert sind die Angaben Pütters, daß die Größe des Sauerstoffbedarfes bei den Tunikaten wenigstens in keinem Verhältnis steht zu der bisweilen gewaltigen Entwicklung des Kiemenapparates dieser Tiere. Die kiemenlosen Quallen (*Rhizostoma*) haben mit 0,808 mg Sauerstoffverbrauch ein wesentlich höheres Sauerstoffbedürfnis als *Salpa tilesii* mit 0,159 mg Sauerstoffverbrauch pro Tier und Stunde.

Im Schwarzen Meere wurde von A. Lebedinzeff von einer Tiefe von 183—200 m an eine Vergiftung des Wassers durch Schwefelwasserstoff beobachtet. Der H_2S-Gehalt nimmt mit der Tiefe beständig zu und steigert sich am Meeresgrunde in 2500 m Tiefe bis fast auf das 20fache. Vor den Schichten mit H_2S wird auch hier von einer bestimmten Tiefe an ein Abnehmen des Sauerstoffes konstatiert, der sein Minimum in 183—200 m erreicht. Entsprechend der Abnahme des Sauerstoffes schwindet in diesen Schichten auch das Plankton und in Tiefen von 183 m bis zum Meeresgrunde ist, abgesehen von anaëroben Bakterien, alles Leben erloschen. Auch in den norwegischen „Pollen" kommt es bisweilen zu einer bedenklichen Herabsetzung der Sauerstoffmenge und Bildung von Schwefelwasserstoff — zum Schaden der dort unterhaltenen Austernkulturen (Helland-Hansen).

Umgekehrt wie der Gehalt an Sauerstoff verhält sich der Überschuß an absorbierter Kohlensäure mit zunehmender Tiefe. An der Oberfläche enthält das Liter Seewasser ungefähr 5 ccm gebundene Kohlensäure; allmählich steigt der Gehalt, um freilich erst in nahezu 3000 m Tiefe 6 ccm zu erreichen.

Diese ansehnliche Menge von Kohlensäure bedingt gewisse Eigentümlichkeiten in der Organisation der abyssalen Fauna.

Unter dem großen Druck, der in der Tiefe herrscht, löst die Kohlensäure den Kalk auf, und daher finden sich in den größten



Fig. 8. *Pelagothuria ludwigi Chun.* (Nach Chun.)

Tiefen oft nur spärliche Trümmer von Kalkschalen abgestorbener Tiere. Die Folge davon ist, daß die Vertreter gehäusebauender Tiere in der Tiefsee hier nicht mehr genügend kalkige Nadeln und Schalenstücke als Baumaterialien vorfinden und nicht mehr imstande sind, ihre Gehäuse in gleicher Weise aufzuführen wie ihre Verwandten in höheren Meeresschichten. Auch unter den Vertretern des abyssalen Planktons macht sich Kalkarmut bemerkbar. Der eigenartigen, planktonischen Tiefseeholothurie, *Pelagothuria* (Fig. 8), fehlen z. B. die für die Seegurken so charakteristischen Kalkkörper vollkommen.

Mit dem Schwunde des Kalkskelettes geht, wie es scheint, eine Verdickung der Kieselskelette der abyssalen Planktonten parallel. So finden wir, daß die Tiefseeradiolarien in vielen Fällen mit einer dickeren Schale ausgerüstet sind als ihre Verwandten in den oberflächlichen Schichten. Die Lückenräume des Maschenwerkes sind enger, die Balken dicker. Überdies zeichnen sich auch die Schalen der eigentlichen Kaltwasserformen bisweilen durch ihre Dicke aus (Challengeriden).

Von höchster Bedeutung für die Produktivität des Meerwassers ist sein Gehalt an Stickstoff und Stickstoffverbindungen.

Wir wissen, daß sich das Phytoplankton, die Urnahrung, aufbaut aus unorganischen Stoffen, die im Wasser enthalten sind, und aus Wasser selbst.

Bis zur Zeit der Entdeckung der primitiven, prototrophen Bakterien, der Salpeter- und Stickstoffbakterien, glaubte man, daß nur die grüne Pflanze (neben den Rot- und Braunalgen des Meeres) imstande sei, die Kohlensäure der Luft mit Hilfe des Sonnenlichtes zu assimilieren und in organische Substanz überzuführen.

Die Auffindung der farblosen Salpeterbakterien hat uns aber gezeigt, daß diese primitiven Organismen befähigt sind, ihre Leibessubstanz lediglich aus der Kohlensäure der Luft und dem Stickstoff des Salpeters und unbeeinflußt vom Sonnenlicht aufzubauen.

Diese prototrophen Bakterien bedürfen entweder gar keiner organischen Nahrung (Salpeterbakterien), ja verschmähen sie sogar, oder vermögen doch wenigstens den Stickstoff in elementarer Form zu verarbeiten bei Gegenwart organischer Kohlenstoffquellen, vielleicht einfachster Art (Stickstoffbakterien). Von diesen Stickstoffbakterien verarbeiten die einen, die sog. Nitritbakterien, den Ammoniak zu salpetriger Säure, die anderen, die Nitratbakterien, die salpetrige Säure weiter zu Salpetersäure und Salpeter.

Nun ist aber nach Brandt der Ozean, trotzdem ihm vom Lande her fortwährend Stickstoffverbindungen in beträchtlichen Mengen zufließen, so arm an ihnen, daß sie für seine Produktionskraft nach dem Gesetz des Minimums geradezu bedingend werden. Die Nährsalze werden nämlich, im Gegensatze zum Kontinent, von den Meerpflanzen nicht direkt dem Boden, sondern dem umgebenden Wasser entzogen, das eine sehr verdünnte Nährlösung darstellt, aus der sich die organische Substanz, die Urnahrung des Meeres, nach bestimmten prozentischen Verhältnissen die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen auswählt. Aus diesem Grunde werden die am spärlichsten vorhandenen Rohstoffe zugleich die für die Produktivität des Meeres maßgebendsten sein, und

zu ihnen gehören nach Brandt in erster Linie die Stickstoffverbindungen. Daß diese nun im Meere nur in so geringer Zahl vorhanden sind, erklärt Brandt aus der Anwesenheit gewisser denitrifizierender Bakterien, die imstande sind, den Salpeter rückläufig zu zersetzen in Nitrit, Ammoniak und freien Stickstoff. Sie bedingen eine Selbstreinigung des Ozeans, indem sie eine durch fortwährende Zufuhr anorganischer, stickstoffhaltiger Substanzen hervorgerufene Verjauchung desselben verhindern.

Die Planktonproduktivität der Nordsee, der westlichen und östlichen Ostsee kommt in dem Stickstoffgehalt deutlich zum Ausdruck, indem die westliche Ostsee stickstoffreicher ist als die östliche Ostsee und die Nordsee.

Suchen wir nach anderen, nach dem oben erklärten Gesetz des Minimums nur spurenweise im Meerwasser vertretenen Pflanzennährstoffen, so finden wir in der Nordsee einen mittleren Gehalt an Kieselsäure von 0,9, in der Ostsee einen solchen von 1,16 ‰; es kommen also im Durchschnitt auf 1 Million Teile Meerwasser 1 Teil gelöste Kieselsäure. Sie ist demnach für eine sehr wichtige Gruppe von Nahrungsproduzenten im Meere, die kieselschaligen Diatomeen, zu gewissen Zeiten und in manchen Gebieten im Minimum vorhanden. Wenn nach den Untersuchungen von Brandt bei stärkster Wucherung der Diatomeen in der Kieler Föhrde (im Frühjahr) etwa 1 Teil feste Kieselsäure (in Gestalt von Diatomeenschalen) auf 1 Million Teile Meerwasser entfällt, also auch nur im Verhältnis 1 : 1 Million vorhanden ist, dann wird bei den wuchernden Diatomeen für die Neubildung der Schalen das Rohmaterial nicht ausreichen.

Für den Phosphorgehalt liegen noch keine einwandfreien Zahlen vor; wir nehmen daher vorläufig einen Durchschnittsgehalt von 0,75 Teilen Phosphor auf 1 Million Teile Wasser an.

Wenn wir bisher die Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung des Wassers und dem Plankton in seiner Gesamtheit festzustellen suchten, wollen wir nun im einzelnen zu erfahren trachten, in welchem Ausmaß die einzelnen, im Meerwasser gelösten Stoffe für das Leben und Gedeihen der einzelnen Planktonten von Belang sind. Wir werden den besten Einblick gewinnen, wenn wir nach dem Vorschlage Herbsts in künstlichem Seewasser die Entwicklung einer Planktonlarve, und zwar der Echinodermenlarve beobachten, und in den betreffenden Kulturen, um die Notwendigkeit der einzelnen Stoffe zu prüfen, diese jedesmal durch einen anderen ersetzen, d. h. es wird, soll die Notwendigkeit eines Stoffes geprüft

werden, wie gewöhnlich künstliches Seewasser erzeugt und nur an Stelle der betreffenden Verbindung eine mit derselben äquimolekulare (also isotonische) gewählt, die den zu prüfenden Stoff nicht enthält.

Es zeigt sich nun, daß von den im Meerwasser gelösten Stoffen die einen schon von Beginn der Entwicklung an vorhanden sein müssen und sofort auch vom Echinodermenei aufgenommen werden, die anderen aber erst früher oder später für die ältere Larve von Bedeutung sind und dieser von einem bestimmten Zeitpunkt ab zur Verfügung stehen müssen. Von Beginn der Entwicklung an müssen z. B. im Meerwasser gelöst enthalten sein: Chlor, Natrium, Kalium, Calcium; erst später während der Entwicklung werden u. a. benötigt: Sulfate, Karbonate, Magnesium. Phosphor und Eisen scheinen zur Entwicklung überhaupt nicht nötig zu sein, obzwar das erstere stets im natürlichen Seewasser vorhanden ist. Es scheinen schon die unbefruchteten Seeigeleier genügend Phosphor (als Phosphat) zu enthalten, der bis zur Pluteusausbildung ausreicht.

Herbst fand ferner, daß zur normalen Befruchtung und Entwicklung der Seeigellarven ein bestimmter Alkalinitätsgrad notwendig sei, und Loeb konnte sogar durch Zusatz einer geringen Menge von NaOH zu gewöhnlichem Seewasser die Entwicklung einer Echinodermenlarve (*Arbacia*) beschleunigen, während in Wasser von ungenügender Alkalität knittrige und faltige Seeigellarven entstehen. Kalium steigert nicht nur die Größenzunahme, es ist auch für die Wimperbewegung notwendig. Dem Natrium und Chlornatrium scheint die Aufgabe zuzufallen, den Zellverband aufzulockern, während der Kalk völliges Auseinanderfallen der Furchungskugeln verhindern dürfte und in diesem Sinne als Antagonist des Natrium bezeichnet werden könnte. In kalkfreiem Wasser zerfallen die Furchungskugeln von Echinodermen- und Ascidieneiern, entwickeln sich aber, jede für sich, noch weiter. Außer für den Zellzusammenhalt ist Calcium auch für die Kontraktilität der Medusen, Ascidien usw. notwendig. In Form von Calciumkarbonat ist endlich der Kalk zur Bildung des Kalkskelettes der Echinodermenlarven unentbehrlich, während schwefelsaurer Kalk hemmend auf die Skelettbildung einwirkt.

Wir sehen daraus, daß zur Entwicklung einer Planktonlarve sehr verschiedene Stoffe notwendig sind, die zum Teil noch nicht im Ei enthalten waren, sondern erst früher oder später, je nach Bedarf, dem Meerwasser als der „Nährlösung“ entnommen werden müssen.

3. Temperatur des Wassers.

A. Apparate.

Im einfachsten Falle, wenn es sich um keine exakten Messungen des Oberflächenwassers handelt, genügt jedes beliebige Thermometer. Tauglicher schon ist das Träge- oder das Pinselthermometer.

Die Entnahme der Wasserprobe geschieht auf See zumeist mittels eines Segeltucheimers (sog. Admiral), der einige Zeit nachgeschleppt und gut ausgespült werden muß, damit seine eigene Temperatur die des Wassers nicht ändere. Die Ablesung der Skala hat im Schatten zu erfolgen. Thermometer mit kleinem Schöpfgefäß aus Metall sind bequemer, aber entsprechend teuerer, nach Krümmel indessen „von nebensächlichem Wert".

In der gemäßigten und tropischen Region, wo die Temperatur des Wassers sukzessive nach dem Grunde zu abnimmt, werden gewöhnlich Maximum- und Minimum-Thermometer verwendet, die, wenn es sich um bedeutende Tiefen handelt, gegen den gewaltigen Druck (1 Atmosphäre pro 10 m) durch eine besondere Glashülle geschützt sein müssen (Fig. 9).

Ein weiterer Apparat, dessen Anwendung besonders in den arktischen und antarktischen Meeren unentbehrlich ist wegen der eigenartigen Temperaturverhältnisse, wie sie durch die dort herrschende dichotherme Schichtung der Wassermassen gegeben sind, ist das von der Firma Negretti und Zambra in London konstruierte Umkippthermometer (Fig. 10). Einfacher gebaut ist das Umkehrthermometer nach Luksch (Fig. 11). Alle Kippthermometer beruhen auf dem Kunstgriff, an dem Übergang der Quecksilberkugel zur Kapillare eine starke Verengerung anzubringen, so daß hier der Quecksilberfaden abreißt, wenn das Thermometer um 180° gedreht

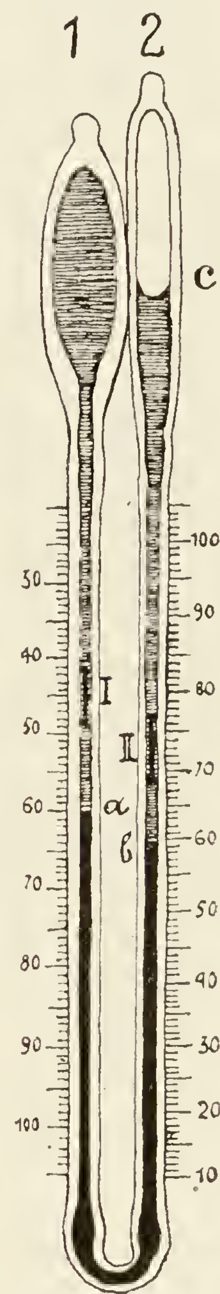


Fig. 9. Maximum- und Minimumthermometer nach Six für Tiefseegebrauch von L. Casella in London. (Nach Krümmel.) Der linke Schenkel (1) ist oben mit einer thermometrischen Flüssigkeit (Creosot) gefüllt, die beim Erwärmen sich ausdehnt und das den hufeisenförmig gebogenen Teil der Kapillare (von *a* bis *b*) einnehmende Quecksilber vor sich herschiebt, so daß der Indexstift *II* im rechten Schenkel mit dem unteren Ende die Maximaltemperatur anzeigt. Bei Abkühlung drängt der Quecksilberfaden im linken Schenkel den Indexstift *I* nach oben, dessen unteres Ende dann die Minimaltemperatur angibt. Der rechte Schenkel ist über dem Quecksilber (also oberhalb *b*) teilweise mit derselben thermometrischen Flüssigkeit erfüllt, die wie ein Gegengewicht wirkt, von *c* aufwärts aber luftleer.

wird. Das Umkippen erfolgt, sobald ein am Lotdraht hinabgelassenes Schlaggewicht (*S* in Fig. 11) den Apparat trifft oder eine Flügelschraube (*Pr* Fig. 10) sich beim Aufholen des Apparates in Bewegung setzt.

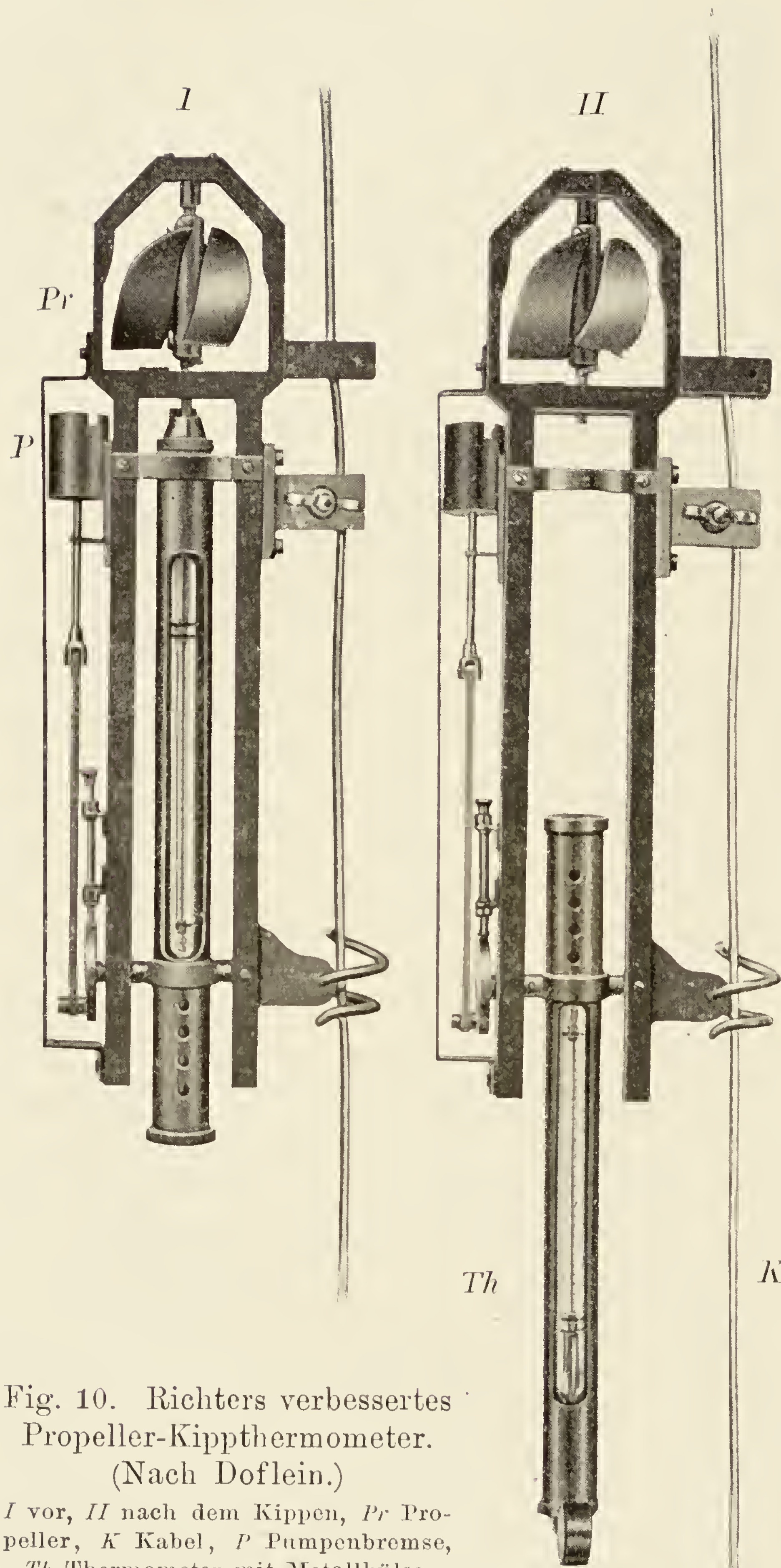


Fig. 10. Richters verbessertes Propeller-Kippthermometer. (Nach Doflein.)
I vor, *II* nach dem Kippen, *Pr* Propeller, *K* Kabel, *P* Pumpenbremse, *Th* Thermometer mit Metallhülse.

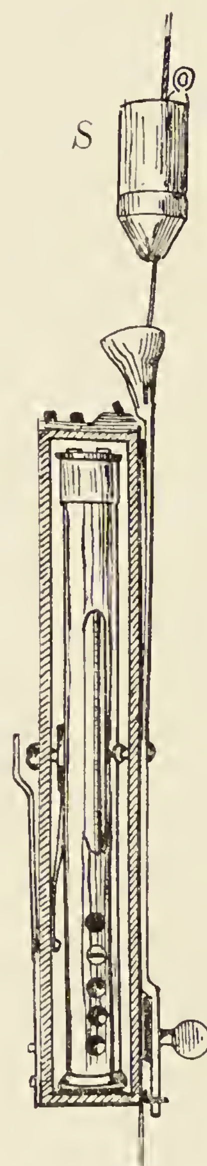


Fig. 11. Umkehrthermometer nach Luksch. (Nach Luksch.)
S Schlaggewicht.

Zu einem sehr einfachen Instrumente mußte Lorenz gelegentlich der Untersuchung des Hallstättersees seine Zuflucht nehmen: Ein Selterwasserkrug wurde mit Wasser gefüllt, verkorkt und durch den gebohrten Kork wurde ein kurzes, träge gemachtes Thermometer eingeführt, dessen Skala vom Striche $+ 3^0$ an oben hervorragte.

Die Akkomodationszeit für das Wasser bzw. das Thermometer im Kruge, d. h. die Zeit, der es bedurfte, bis das Wasser im Kruge die Temperatur des Wassers annahm, in das der Krug gesenkt worden war, betrug nun allerdings zirka 3 Stunden, doch findet Lorenz dieses billige Verfahren, zu dem man in Notfällen immer wird greifen müssen, ebenso sicher wie die Beobachtungen mit Kippthermometer.

B. Ergebnisse.

Nach Forel lassen sich die Seen bezüglich ihrer Temperaturen in folgender Weise einteilen: wir unterscheiden

1. tropische Seen, d. s. solche Seen, die jahraus, jahrein direkte oder normale Wärmeschichtung zeigen, d. h. es finden sich warme, daher leichtere Wasserschichten oben, kalte am Seegrunde. Im Winter frieren die Seen dieser Gruppe nie zu und ihre Temperatur sinkt nicht unter 4°;

2. polare Seen nennen wir solche, deren Wassermasse sich das ganze Jahr in verkehrter Schichtung oder indirekter Stratifikation befindet;

3. temperierte Seen oder Seen vom gemäßigten Typus endlich sind solche, die abwechselnd direkte und indirekte Schichtung zeigen, deren Oberflächentemperatur ein Maximum von mehr als 4° und ein Minimum von weniger als 4° aufweist, deren Tiefentemperatur (bei genügender Tiefe) 4° beträgt. Ein solch temperierter oder gemäßigter See befindet sich somit abwechselnd im Zustande eines polaren und eines tropischen Sees.

In diese Gruppe gehört die Mehrzahl der zentraleuropäischen Seen.

Es ist selbstverständlich, daß die Temperatur des Wassers in erster Linie von der der Atmosphäre abhängig ist.

Neben verschiedentemperierten Zuflüssen (ober- oder unterirdischen) ist die Zeitdauer der Beschattung bei Bergseen eine nicht zu unterschätzende Ursache der gleichzeitlichen örtlichen Differenzen der Oberflächentemperaturen eines und desselben Sees und kann Verschiedenheiten in der Planktonverteilung bedingen. So suchen sich z. B. nach den Untersuchungen von R. Monti die Plankton-Entomostraken des Panelattesees durch horizontale Wanderungen dem direkten Sonnenlichte zu entziehen: sie suchen schattige und kühle Seeabschnitte auf.

Wenn sich auch die Wassertemperatur in allen Schichten annähernd wie die Lufttemperatur bewegt, so sind doch die entsprechenden Beträge im Wasser viel niedriger, sie werden mit zunehmender Tiefe kleiner, um bei Tiefen von 80—100 m beinahe ganz zu verschwinden (Fig. 12). Ferner verspäten sich Zu- und Abnahme der

Wassertemperatur, also auch die Maxima und Minima, gegenüber denen der Luft desto mehr, je tiefer die Wasserschicht ist. Am engsten ist der Anschluß der Wasseroberflächen an die Lufttemperatur in der kälteren Jahreszeit.

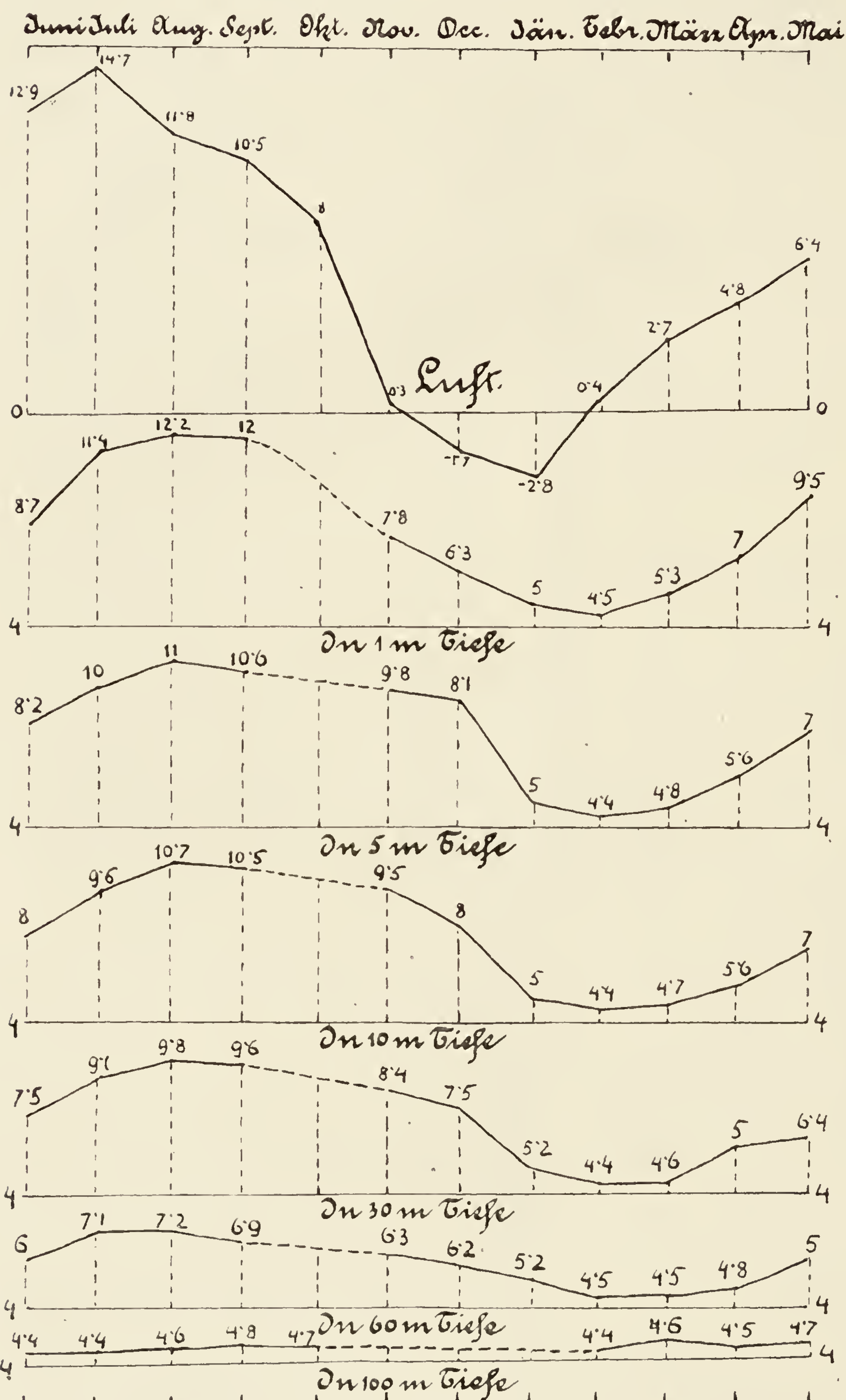


Fig. 12. Temperaturkurven des Hallstätter Sees. (Nach Lorenz.)

Ähnlich wie beim Chemismus des Wassers können wir auch beim Studium der Temperatur neben jährlichen Oszillationen (s. Fig. 12) auch tägliche Temperaturschwankungen beobachten.

Im allgemeinen nimmt die Temperatur von den frühen Morgenstunden an bis zu den ersten Nachmittagsstunden zu, bleibt dann bis zum Abend konstant und sinkt gegen den Morgen wieder.

Während des größten Teiles des Jahres, und zwar im Sommer ist in unseren Seen die Temperatur an der Oberfläche am höchsten und nimmt nach der Tiefe zu ab: der See befindet sich im Stadium

der Sommerstagnation, und wir sprechen dann von einer „rechten Schichtung“ oder „direkten Stratifikation“.

Im Winter finden wir die Temperatur an der Oberfläche, wo es sogar zur Eisbildung kommt, am niedrigsten, nach unten zu nimmt die Temperatur dann zu, bis sie wiederum die Temperatur der größten Dichte, d. h. + 4° C erreicht hat; wir beobachten also während der Winterstagnation eine „verkehrte Schichtung“ oder „indirekte Stratifikation“.

Es muß demnach zweimal im Jahre, im Frühling und im Herbst, ein Zeitpunkt eintreten, in dem das Wasser des ganzen Beckens von der Oberfläche bis zur Tiefe die gleiche Temperatur von zirka 4° besitzt, worauf dann jedesmal eine Umkehr der bisherigen Schichtung eintreten muß. Die Aufhebung der jeweiligen Schichtung infolge von Konvektionsströmungen wird Zirkulation genannt, und wir sprechen füglich von einer Frühlings- und einer Herbstzirkulation, für die die Homothermie, d. i. die thermische Ausgleichung der ganzen Wasserschicht charakteristisch ist.

Für die periodische jährliche Temperaturschwankung eines Sees, dessen Wassermasse durch die sommerliche Erwärmung bis auf den Grund beeinflußt wird, hat Pfenniger ein Schema (s. Fig. 13) aufgestellt, das die thermisch verschiedenen Perioden sehr gut charakterisiert; er unterscheidet:

I. Periode der Erwärmung von 4° zum Jahresmaximum (direkte Stratifikation: Sommerstagnation).
II. Periode der Abkühlung vom Jahresmaximum bis zur Temperatur des Grundes (Sommerteilzirkulation).
III. Periode der Abkühlung von der erreichten Grundtemperatur bis auf 4° (Herbstvollzirkulation).
IV. Periode der Abkühlung von 4° auf das Jahresminimum (Winterstagnation).
V. Periode der Erwärmung vom Jahresminimum auf die Temperatur des Grundes (Winterteilzirkulation).
VI. Periode der Erwärmung von der Grundtemperatur auf 4° (Frühlingsvollzirkulation).

Eine höchst auffällige und eigentümliche Erscheinung in den Seen mit direkter Stratifikation ist das Auftreten einer sog. Sprungschicht oder Thermokline, auf die zuerst Richter (gleichzeitig mit Hergesell und Langenbeck) aufmerksam machte. Richter fand nämlich bei seinen Untersuchungen des Wörthersees, daß die Temperatur in vertikaler Richtung im Sommer nicht durchaus gleichmäßig abnimmt, sondern nur bis zu einer bestimmten Tiefe, von da

ab aber einen merklichen Sprung macht, so daß sie in der darunter liegenden Wasserschicht sofort erheblich niedriger ist. Wir können also als Sprungschicht diejenige Wasserschicht bezeichnen, innerhalb welcher das Temperaturintervall unvermittelt einen auffallend großen Betrag annimmt, während die Temperaturintervalle sowohl in den darüber als in den darunter liegenden Schichten stets viel geringer sind.

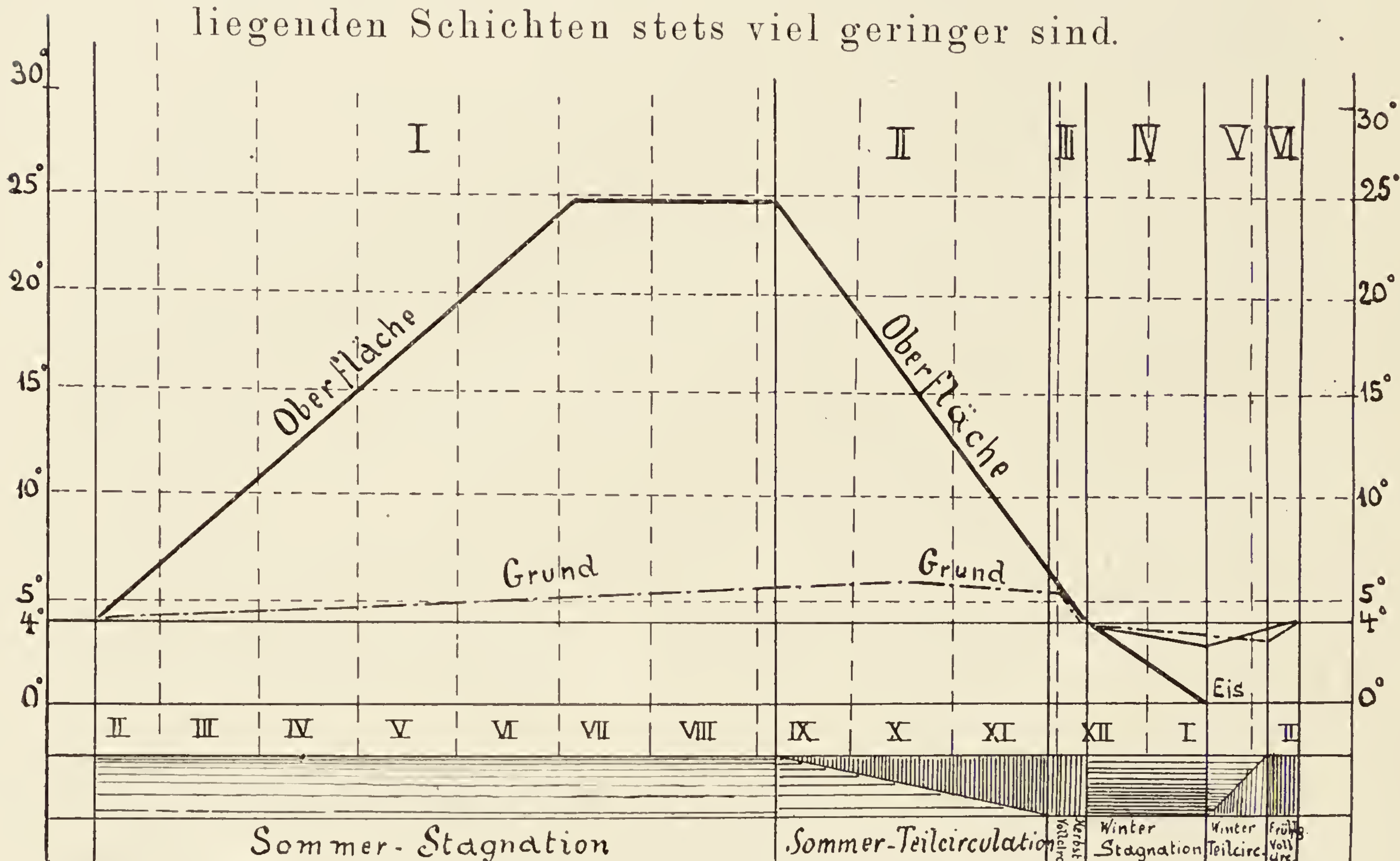


Fig. 13. Schema des Verlaufes eines thermischen Seejahres. (Nach Pfenniger aus Huber.)

Beginn mit 4° Oberflächen- und Grundtemperatur (Homothermie); hierauf Sommerstagnation; längste Periode, direkte Schichtung (Periode I). Dann Abkühlung der Oberfläche zur Temperatur des Grundes, ca. 5,5°, Sommerteilzirkulation (Periode II). Folgt als III. Periode Rückkehr der Temperatur der ganzen Wassermasse zur Temperatur von 4°: Herbstvollzirkulation (Homothermie, Anfang Dezember). — Hierauf Periode IV: Bildung der umgekehrten Schichtung durch Oberflächenabkühlung von 4° an auf das Jahresminimum, ca. 2—3°, bzw. Eisbildung; am Grund 3,5°: Winterstagnation. — Die umgekehrte Schichtung wird aufgehoben (ca. Mitte Januar) infolge beginnender Erwärmung von der Oberfläche (2—3°) her, Winterteilzirkulation; Herstellung der Temperatur des Grundes 3,5° (Periode V). — Infolge einer Vollzirkulation (Frühlings-) steigt in Periode VI die Temperatur der ganzen Wassermasse von 3,5° auf 4°, Homothermie, d. h. Schluß des thermischen Seejahres.

Die Lage der Sprungschicht wechselt mit der Jahreszeit und ist auch in den verschiedenen Seen eine verschiedene.

Richter erklärt dies eigenartige Phänomen in folgender Weise: „Denken wir uns am Ende eines warmen Junitages die Seentemperatur so geschichtet, daß die Oberfläche 20° warm ist, beim ersten Meter 19°, beim zweiten 18°, beim dritten 17° herrscht usf. Es tritt nun die nächtliche Abkühlung ein, und nach vorliegenden Erfahrungen

kann sich da die Oberfläche um 2° oder 3° abkühlen. Sowie nun die Oberflächenschicht abgekühlt ist, sinkt sie sofort unter und zwar bis dahin, wo sie ein Wasser von gleicher Temperatur und Dichte vorfindet. Es wird also eine Zirkulation eingeleitet, welche bis zu jener Schicht nach abwärts greift, welche die gleiche Temperatur mit der nächtlich abgekühlten Oberflächenschicht besitzt. Wird also in unserem Beispiel die Oberfläche bis 17° abgekühlt, so wird die Zirkulation bis zum dritten Meter hinabgreifen. Zwischen der Oberfläche und diesem dritten Meter befindet sich aber Wasser von 19° und 20°. Es wird nun alles dieses Wasser durcheinander gemengt und wird eine gewisse Mitteltemperatur annehmen, und am Morgen wird das Resultat sein, daß die obersten 3 m eine gleichmäßige Temperatur von etwa 18° haben werden, auf welche dann unmittelbar eine Schicht von 16° folgt. So ist der erste grelle Übergang geschaffen, und der täglich wiederholte Vorgang verstärkt die Mächtigkeit der warmen Schicht und die Schärfe des Kontrastes."

Schon Forel unterschied in tiefen Seen drei Temperaturschichten:

1. Die Oberflächenschicht (bis zu etwa 10 m Tiefe), die den täglichen Temperaturschwankungen unterworfen ist.

2. Eine mittlere Zone (zwischen 10 und 200 m) ist nur noch den jährlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt.

3. Die Tiefenzone endlich (von 200 m abwärts) zeichnet sich durch mehr oder minder unregelmäßige periodische Temperaturschwankungen aus.

Wenn wir den Gardasee, dessen Oberflächentemperatur normalerweise nicht unter 6,25° C zu sinken scheint und der in historischer Zeit nur einmal (im Jahre 1709, zugleich mit dem Genfer-, Boden- und Zürichersee) zugefroren sein dürfte, als Beispiel eines tropischen Sees[1]) hinstellen, mögen im folgenden noch kurz die Temperaturverhältnisse hochalpiner Seen betrachtet werden, von denen wir nach der früher gegebenen Einteilung und im Anschluß an Zschokkes grundlegende Arbeiten die größeren und tieferen Seen zu den temperierten, die kalten Eisseen aber zu den polaren Seen zu rechnen haben werden.

1) Sehr hohe Temperaturen finden wir natürlich in den äquatorialen Seen. So fand z. B. Fülleborn im Dezember im Nyassasee Oberflächentemperaturen von 27,6—29,7° C, in der Tiefe von 193 m noch 22,75° C. Die Abnahme der Temperatur in der Tiefe ist bis zu 50 m ziemlich regelmäßig (von 28,2—27,2); die nächsten 10 m erfolgt sie rasch (von 27,2—24,1), um dann sehr langsam und gleichmäßig abzufallen. Die Temperaturschwankungen im Verlaufe des Jahres sind jedenfalls nur unbedeutend.

Mit Ausnahme von seichten, sonnigen Weihern und Tümpeln bleiben die Wasserbecken der Hochalpen auch mitten im Sommer kalt. In größeren und tiefen, also temperierten Seen herrscht über Sommer (Juli bis September) meist eine Temperatur von 8—12° C, während die polaren Schmelzwasserseen in derselben Jahreszeit nur selten 7° C erreichen; sehr häufig bleibt ihre Temperatur bei 4—6° C stehen. So herrschen in thermischer Hinsicht in manchen Alpengewässern auch im Hochsommer winterliche Verhältnisse.

Es entspricht ferner die Oberflächentemperatur vieler Hochgebirgsseen auch im Sommer der Temperatur tieferer Schichten von großen Wasserbecken der Ebene.

Eine ähnliche thermische Stellung nehmen nach J. Richard hochnordische Seen ein. Auf der Halbinsel Kola maß der Kolozero im August 15° C, der Imandra 12,2—13,8° C. Auf Island erreicht der tiefste, Thingvallavatn, im Maximum (Mitte August) 11° C, der Myvatn Ende Juli 12,5° C (Ostenfeld und Westenberg-Lund).

Eine der bekanntesten und zugleich für die Biologie des Planktons sehr wichtige Erscheinung polarer Seen ist der oft vielmonatliche Abschluß des Wassers durch eine Eisschicht; schon bei 1800 m beträgt der Eisabschluß der Alpenseen meistens 6 Monate und darüber. „Seine Dauer steigert sich im allgemeinen mit der Höhe der Wasserbecken; doch steht sie außerdem unter einer Reihe anderer, lokaler Einflüsse. Hier müssen wohl in erster Linie maßgebend sein die mehr oder weniger sonnige Lage des Sees, die Wassermenge und die Wasserfläche, die Art der Speisung mit Quell- oder Bachwasser oder mit Schmelz- und Gletscherwasser, die größere oder geringere Anhäufung von Schneemassen auf der gefrorenen Seefläche. Alle Faktoren, die die Temperatur des Hochalpensees regeln, werden auch für die Dauer seines Eisabschlusses entscheidend sein. Am ungünstigsten stellen sich wieder hochgelegene, kleine, schattige Eis- und Schmelzwasserseen. Sie bleiben oft jahrelang geschlossen. Auch von langsamschmelzenden Schneemassen umgebene, bedeckte und gespiesene, größere Wasserbecken öffnen sich sehr spät.“ (Zschokke.) Doch variiert die Dauer des Eisabschlusses sowohl örtlich wie auch zeitlich je nach den meteorologischen Verhältnissen in weiten Grenzen.

Die Dicke des Eises übersteigt in den Alpen nach Imhofs Erfahrung, auf die sich Zschokke beruft, nirgends 80 cm, nach Ekman kann sie aber in den nordschwedischen Hochalpenseen bis gegen 2 m Dicke anwachsen.

Zugleich mit der Verlängerung der eisfreien Zeit in den temperierten Seen nimmt auch die Mächtigkeit der Eisdecke ab, und in

den tropischen Seen endlich gehört, wie wir früher bereits erwähnten, ein Zufrieren zu den Seltenheiten.

Es ist sicher, daß die Thermik des Wassers für das Planktonleben des süßen Wassers von höchster Bedeutung ist, wenn auch natürlich nicht alle Planktonten durch diesen Faktor in gleicher Weise beeinflußt werden; ja wir kennen nicht wenige Formen, die für Temperaturänderungen in hohem Grade unempfindlich zu sein scheinen; wir nennen sie eurytherm und stellen ihnen die stenothermen Planktonten gegenüber, die teils für wärmeres, teils für kälteres Wasser abgestimmt und damit auch den speziellen Temperaturverhältnissen angepaßt erscheinen. Das Studium des Verhaltens der Planktonten gegenüber den verschiedenen thermischen Reizen ist eine der wichtigsten und lohnendsten Aufgaben der experimentellen Planktonforschung, und wir wollen diese Erscheinungen später, gelegentlich der Besprechung der Tropismen, im Zusammenhange behandeln (Kap. V, 3).

An dieser Stelle mag nur kurz darauf hingewiesen werden, daß die Temperaturverhältnisse ein wesentlicher Faktor bei der geographischen Verbreitung des Planktons sind, daß sie quantitativ die Planktonproduktivität beeinflussen und auch bei den jährlichen und täglichen Wanderungen unzweifelhaft eine große Rolle spielen. Die Temperaturverhältnisse machen sich auch in der Art der Vermehrung der Planktonten insofern bemerkbar, als tiefe Temperaturen nach den Angaben älterer Autoren das Auftreten von Dauereiern begünstigen, und wie andere „ungünstige Faktoren" damit das Erscheinen von Männchen bei einigen Zooplanktonten veranlassen.

Glaziale Relikte und Kaltwasserformen, wie gewisse *Limnocalanus*- und *Mysis*-Arten, schreiten im Herbst zur Fortpflanzung, wenn die Temperatur bis zu einem bestimmten, ihnen zusagenden Grade (etwa 7°) gefallen ist. Auch die obere Temperaturgrenze ist für beide Formen dieselbe, nämlich 14°, während für die Warmwasserform *Eurytemora velox* die untere Temperaturgrenze bei etwa 8° liegen dürfte (Ekman).

Von der Höhe der Temperatur scheint es auch abzuhängen, welche der Planktonalgen in diesem oder jenem See die als „Wasserblüte" bekannte Erscheinung hervorruft.

Die „zyklische Variation" der Planktonten (s. Kap. IV, 3) hat man geradezu als „Temperaturvariation" aufgefaßt.

Auf den Zusammenhang zwischen den vorerwähnten Zirkulationsströmungen des Wassers und gewissen Planktonvorkommnissen werden wir noch später zurückkommen. Nur ein Beispiel mag hier Platz finden. Bachmann macht darauf aufmerksam, daß in dem ganzen Seengürtel, der sich vom Genfersee nordwärts der Alpen bis zum

Bodensee hinzieht, besonders reichlich die Cyclotellen entwickelt sind. Die südalpinen Randseen und die Schweizer Gebirgsseen sowie die schottischen Seen dagegen beherbergen die erwähnten Diatomeen nur in geringen Mengen. „An all diesen Seen sind die Zirkulationsströmungen des Wassers viel geringer als in den erwähnten Cyclotellenseen. Und so kann dies die Ursache der üppigen Cyclotellenentwicklung darstellen.“

Daß das Entstehen der Eisdecke auf das Planktonleben nicht ohne Einfluß ist, wurde schon früher angedeutet, denn es bedeutet für das Plankton einen oft lange andauernden, mehr oder weniger vollständigen Abschluß von Luft und Licht und schafft somit ungünstige Lebensbedingungen, hauptsächlich wohl deshalb, weil unter der mächtigen Eisdecke die Assimilation der grünen Phytoplanktonten nur unzureichend erfolgen kann oder aber ganz ausbleibt. Das „Aussticken“ der Karpfenteiche im Winter ist eine den Fischern bekannte Erscheinung.

Allerdings verhindert die abschließende Eisdecke auch zu rasche und weitgehende Abkühlung der ganzen Wassermasse, so wie eine dicke Schneehülle[1]) den darunter liegenden Erdboden vor allzu starkem Wärmeverlust schützt. Eine eigentümliche Erscheinung ist das allmähliche, von der Luftwärme und der Besonnung unabhängige Steigen der Temperatur unter der Eisdecke, das wohl in der Einwirkung der Erdwärme auf das Wasser seinen Grund hat.

Daß überdies auch unter einer dicken Eisdecke noch eine ziemlich reiche Planktonfauna zu existieren vermag, beweisen u. a. die Untersuchungen Levanders über die Winterfauna finnischer Gewässer und die von E. Wolf über die Fortpflanzungsverhältnisse württembergischer Copepoden. „Verschiedene Beobachtungen haben mir gezeigt, daß z. B. bei einer Eisdecke von 20—25 cm Mächtigkeit auf dem Grunde eines ca. 2—3 m tiefen Gewässers auf einmal das organische Leben erwacht. Diatomeen tauchen in ungeahnter Zahl auf, Dauereier, die bisher geruht, entlassen ihre Nauplien, selbst Fische erscheinen.“

Interessant sind auch die Beziehungen, die Wesenberg-Lund zwischen dem Eisabschluß und der Entwicklung gewisser Plankton-

1) Es soll an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß das Vorhandensein einer speziellen Schneeflora Chodat geradezu zur Aufstellung des Terminus „Cryoplankton“ veranlaßte. Die Volvocine *Sphaerella nivalis*, ferner *Raphidium nivale*, die Desmidiacee *Ancylonema nordenskiöldi*, ein *Cosmarium* und die Zoosporen von *Cystococcus* (*Pleurococcus*) *vulgaris* mögen als die wichtigsten Vertreter dieser eigenartigen, nivalen Flora genannt sein. U. a. hat Istvánffi die Schneeflora des Balaton festgestellt.

diatomeen, *Asterionella* und *Melosira*, aufgedeckt hat. Für die erstere wirkt das Zufrieren des Wassers wie eine Art Reiz zu maximaler Entwicklung, während ebendadurch die Entwicklung der *Melosira* zurückgehalten oder zum Stillstand gebracht werden kann. Friert ein See einmal ausnahmsweise nicht zu, so entwickelt *Melosira* ein bedeutendes Maximum, *Asterionella* nur ein weit geringeres.

Von wesentlichem Einfluß auf die Planktonverteilung kann schließlich auch die Sprungschicht werden. So gehen z. B. im Lake Mendota (U. S. A.) nach E. A. Birge die Planktoncrustaceen im allgemeinen bis in die thermokline Schicht, um dort, oft sehr abrupt, das Ende ihrer vertikalen Verteilung zu finden, und C. D. Marsh findet, daß beispielsweise *Daphnia pulex var. pulicaria* in den Clover Leaf-Seen unterhalb der Thermokline vorkommt, während ihr Vorkommen in den Seen ohne Sprungschicht nicht von einer derselben entsprechenden Wasserschicht abhängig ist.

Die Sprungschicht veranlaßt auch eine Fallverzögerung des „Leichenregens", und damit darf ihr auch eine Bedeutung für die Ansammlung spezifisch schwererer Nährlösungen zugeschrieben werden. Wenn nämlich die absinkenden Kieselpanzer der Diatomeen in der Sprungschicht wegen der größeren Wasserdichte einen Aufenthalt erleiden und damit länger der lösenden Wirkung ein und derselben Wasserschicht ausgesetzt bleiben, wird diese Schicht größere Mengen der Kieselsäure aufnehmen müssen.

Ähnlich wie im Süßwasser sind die Temperaturverhältnisse im Meere.

Als Mitteltemperatur ergeben sich für den Atlantik 20,7° C, für den Pazifik 20,3, für den Indik 23,8° C. In den Polarmeeren schwankt die Temperatur zwischen 0 bis —2° C, in den Äquatorialgegenden der Ozeane gelten 27° C als Durchschnittswärme; die Temperatur steigt im Indik bis auf 28°, im Roten Meer gar bis auf 34,4° C.

Wir sehen ferner, daß in den äquatorialen Teilen der Ozeane eine fast gleichmäßige Temperatur herrscht, die nur geringen Schwankungen unterworfen ist, daß diese Schwankungen mit der Breite zunehmen, irgendwo in gemäßigten Breiten ihr Maximum erreichen, um dann wieder in den höchsten Breiten, den Polargegenden, auf ein geringeres Maß zu sinken. Nach Ortmann läßt sich dieser für die geographische Verbreitung des Pelagials sehr wichtige Satz aus den Insolationsverhältnissen und aus den physikalischen Eigenschaften des Wassers, sich nur bis zu einem bestimmten Punkte abkühlen zu können, ohne zu gefrieren, theoretisch ableiten. In den äquatorialen Gegenden der Erde wird nämlich durch die im Laufe des Jahres sich nur wenig ändernde Insolation das Wasser der Meeresoberfläche auf

einer gleichmäßigen Höhe der Temperatur erhalten, weiter nach den Polen zu machen sich die Unterschiede der Jahreszeiten, stärkere Erwärmung im Sommer und stärkere Abkühlung im Winter, bemerkbar. Die Differenz zwischen diesen Extremen erreicht in der nördlichen und südlichen gemäßigten Zone ihren höchsten Wert, und von da ab wird in noch höheren Breiten das Minimum der Wassertemperatur dasselbe bleiben, d. h. sich nahe dem Gefrierpunkt halten, während das Maximum, die durch die sommerliche Erwärmung verursachte Temperaturerhöhung, geringer wird. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum, die Amplitude der Schwankung, wird also abnehmen.

Trotz der großen Gleichförmigkeit sind die Temperaturunterschiede der einzelnen Ozeane und ihrer korrespondierenden Teile sehr merklich; so ist z. B. der Nordatlantik wärmer als der Nordpazifik, der Südatlantik aber kälter als der entsprechende südliche Teil des Stillen Ozeans. Strömungen und Verschiedenheiten in der Tiefe beeinflussen hier das Jahresmittel.

Auffallend warm ist bis in die Tiefe hinab im Vergleich zum Atlantik das Mittelmeer. Der Grund dieser Verschiedenheit liegt darin, daß das vom Pole herströmende kalte Unterwasser des Atlantik bei dem bis gegen 82 m unter dem Wasserspiegel sich erhebenden Höhenrücken von Gibraltar in das abgeschlossene Mittelmeerbecken keinen Eingang findet. Die „Pola"-Expedition fand im mittleren Teile des östlichen Mittelmeeres Temperaturen unter 24° C und an den Küsten über 26° C.

In den Warmmeeren nimmt die Temperatur nach der Tiefe zu konstant ab (direkte Schichtung). Die Sargassosee ist der am tiefsten durchwärmte Meeresteil und ähnelt somit in seiner Thermik dem Mittelmeer.

Wesentlich anders als in den Meeren der gemäßigten Zone und des Tropengürtels gestalten sich die Temperaturverhältnisse des Wassers in der Tiefe der Polarmeere.

Wir bemerken zunächst, daß in den Polarmeeren bis in große Tiefen eine verkehrte Schichtung oder indirekte Stratifikation anzutreffen ist, daß das Oberflächenwasser bis zu einer Tiefe von 150 m Temperaturen unter 0° aufweist und daß dann erst Schichten folgen, in denen die Temperatur über 0° steigt. Zwischen 300 und 400 m liegt eine Schicht wärmsten Wassers. Von hier ab erst nimmt die Temperatur ungefähr gleichmäßig ab, um erst in 2000 m Tiefe wieder auf ungefähr 0° abzusinken.

Die Bodentemperatur beträgt etwa —0,5° C.

Wir haben uns noch die Frage vorzulegen, ob auch im Meere jene eigenartige Erscheinung zu beobachten ist, die wir in unseren

Süßwasserseen bereits kennen lernten: die Sprungschicht oder Thermokline. Da für ihre Entstehung im Meere ähnliche Bedingungen gegeben sind wie im Süßwasser, müßte sie sich auch in den Ozeanen auffinden lassen, und das ist tatsächlich der Fall. Das Vorkommen der Sprungschicht ist nach Schott nicht auf einen Ozean beschränkt, sondern ist in allen tropischen Meeren konstatiert, und es beläuft sich die Dicke der Schicht mit 2° überschreitenden Gradianten auf 25,50 oder höchstens 75 m. Die Schicht liegt stets zwischen 25 und 200 m Tiefe, wie aus der folgenden Zusammenstellung zu ersehen ist:

Mittellage der Sprungschicht im:

Atlantik	25—80 m
Indik	90—140 m
Pazifik	110—180 m

Für die Beherbergung von Dauersporengenerationen und Schwebsporen ist die Sprungschicht jedenfalls im Leben der ozeanischen Planktonten von großer Bedeutung. Wie im Süßwasser werden auch im Meere die absinkenden Formen wegen des Eintrittes in ein dichteres Medium hier offenbar einen längeren Aufenthalt erleiden. Dasselbe gilt von den zu Boden sinkenden Nährstofflösungen.

Schließlich mögen noch die für die polaren Meere so charakteristischen Eisberge hier kurz Erwähnung finden. Ihre Geburtsstätte sind die von dem Festlande der Arktis und Antarktis in die See vorwachsenden Gletscher. Der Unterschied zwischen dem spezifischen Gewicht des Seewassers und des Inlandeises führt dazu, daß das ungefähr horizontal dem Meer aufliegende Ende des Gletschers mit dem landwärts gelegenen Gletscherteil einen sehr stumpfen Winkel bildet, und der Auftrieb des Wassers dürfte eine der Ursachen sein, daß mit der Zeit das äußerste Ende des Gletschers abbricht („Kalben“ genannt) und als tafelförmiger Eisberg den Strömungen überlassen fortschwimmt.

Was wir über den Einfluß der Temperaturverhältnisse auf das Limnoplankton sagten, gilt natürlich ebenso für das Haliplankton; auch hier haben wir zunächst kosmopolitische eurytherme Planktonten und auf gewisse Temperaturgrade abgestimmte und daher nur beschränkt verbreitete stenotherme Planktonformen zu unterscheiden, die wir nach ökologischen Gesichtspunkten wieder in Kaltwasser- und Warmwasserformen unterteilen können. Und wir werden dabei mit Ortmann nicht so sehr auf die Isokrymen (nach Dana Linien gleicher niederster Temperatur) zu achten haben, d. h. auf die jeweilige

absolute Temperaturhöhe, die für die einzelnen Organismen ein Minimum der Existenzmöglichkeit darstellen, als vielmehr an die Amplitude zu denken haben, das ist die Größe der zeitlichen Temperaturschwankungen an den einzelnen Lokalitäten. Die einzelnen Planktonten richten sich zwar auch nach der absoluten Höhe der Temperatur, die durch das Jahresmittel angegeben wird, viel wichtiger aber ist es, ob an einer bestimmten Stelle bedeutende Schwankungen vorkommen oder nicht. Die stenothermen Tiere vermögen derartige bedeutende Schwankungen nicht zu ertragen, sie sind an eine mehr gleichmäßige Temperatur gebunden, während die eurythermen Tiere von oft bedeutendem Wechsel nicht affiziert werden.

In einzelnen Fällen konnten tatsächlich schon die Temperaturschwankungen, die Amplituden, angegeben werden, innerhalb deren dieser oder jener Planktont sich dauernd zu erhalten vermag. So können z. B. von den stenothermen Warmwassercopepoden der Gattung *Copilia* (Fig. 14) *C. mirabilis* nach Dahl nur in Wasser von 23—29° C, *C. mediterranea* und *quadrata* nur in solchem von 14—26° C gut gedeihen.

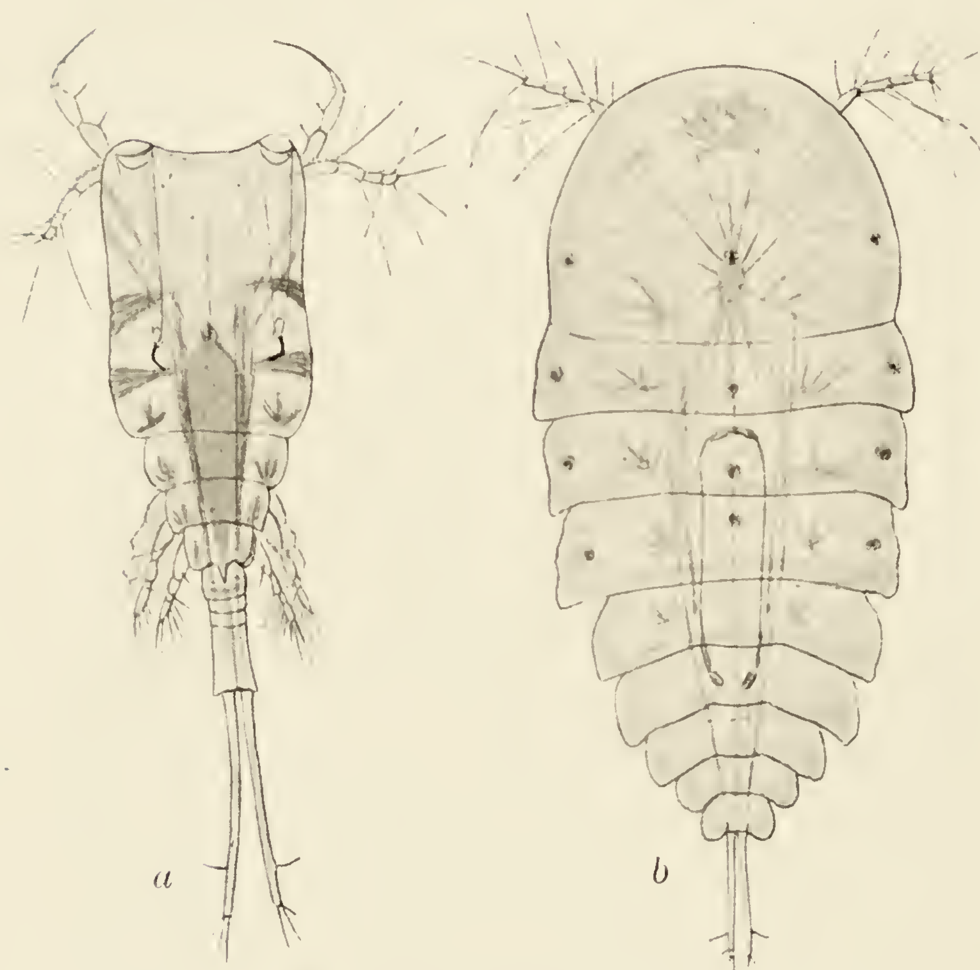


Fig. 14. *Copilia mediterranea* (*Claus*). (Original.) *a* ♀, *b* ♂.

Je weiter wir nach der Tiefe zu vorschreiten, desto geringer werden die Temperaturschwankungen, und wir dürfen daher nicht erwarten, daß klimatische Einflüsse das abyssale Plankton irgendwie beeinflussen. Charakteristisch für die Tiefsee ist das gleichmäßig kalte Wasser, und das abyssale Plankton wird sich daher größtenteils aus stenothermen Kaltwasserformen zusammensetzen.

Die Temperaturverhältnisse der Tiefsee sind denen der Polarmeere ähnlich, und wir dürfen daher auch in der Zusammensetzung des Planktons, das ja hier wie dort hauptsächlich aus Kaltwasserformen besteht, gewisse Übereinstimmungen erwarten. Finden wir doch auch

beim Geobios Beziehungen zwischen den polaren Organismen und denen der Hochalpen, und auch das Limnoplankton hochalpiner Seen zeigt nach Zschokke u. a. A. vielfach hochnordischen Charakter.

Schon James Clark Roß war es 1841 aufgefallen, daß die marinen Polarformen gegen den Äquator zu immer mehr in tiefere Regionen absteigen, und Roß dachte auch schon daran, ob nicht vielleicht in dem kalten Tiefenwasser der Äquatorialregion ein Austausch zwischen den beiden polaren Faunen erfolgt.

Von dem gleichen Gedanken ausgehend suchte Chun die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton klarzustellen, und er glaubte auch einige wenige Planktonarten gefunden zu haben (*Sagitta* [*Krohnia*] *hamata* und *Diphyes arctica*), die anscheinend tatsächlich an den Polen das Oberflächenwasser und das kalte Tiefenwasser der dazwischen liegenden Meere bewohnen. Damit wäre auch der Weg bezeichnet, auf dem noch heute ein beständiger Austausch polarer Formen vor sich gehen könnte.

Wenn wir schließlich uns noch die Frage vorlegen, in welcher Weise die Eisberge der polaren Regionen das Plankton beeinflussen, so mag zunächst daran erinnert werden, daß trotz der verhältnismäßig günstigen Existenzbedingungen, die wegen der direkten Insolation usw. dem arktischen und antarktischen Plankton an der Meeresoberfläche geboten sind, dieses doch hier nur spärlich vertreten ist, weil offenbar der eine ungünstige Faktor (Aussüßung durch das Schmelzwasser der Eisberge) gegen die anderen, günstigen von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Die Eisberge scheinen aber auch, wie u. a. Giesbrecht vermutet, an ihrer Unterseite litorale Organismen vom Festlande her bis weit in den Ozean fortzuführen, und diese dann auf der Hochsee gefischten „zufällig- oder tychoplanktonischen“ Organismen bilden einen zwar quantitativ zumeist kaum bedeutenden, doch darum nicht minder interessanten Bestandteil des arktischen und antarktischen Planktons.

Nach Gran können die Dauersporen von Diatomeen (*Chaetoceros contortum, Thalassiosira nordenskiöldi*) in den treibenden Eisschollen des Nordpolarmeeres einfrieren und bewahren dabei doch ihre Keimfähigkeit. Das Treibeis ersetzt demnach gewissermaßen den neritischen Diatomeen die seichten Küsten, auf deren Grunde sie nach einer bestimmten Periode der Ruhe aufzukeimen beginnen, und verursacht, daß solche Sporen dann nach oft langer Wanderung an ganz anderen Stellen, als wo sie gebildet wurden, keimen.

Überdies sind auch höher organisierte Planktonten gegen tiefe Temperaturen recht unempfindlich. Reibisch stellte z. B. fest, daß

das Einfrieren von Scholleneiern ohne Schädigung ertragen werden kann. Selbst so zarte Gebilde wie die Sphärozoën und Collozoën ertragen nach Brandt stundenlange Abkühlung auf 1°, ohne zu sterben; sie erleiden jedoch gewisse Veränderungen, die erst nach 2—3 Tagen ein Wiederaufsteigen der zu Boden gesunkenen Tiere möglich machen.

4. Die Lichtverhältnisse des Wassers.

A. Apparate.

Trotzdem der Lichtgenuß für das organische Leben der Erde, besonders für die Pflanzen von höchstem Werte ist, sind wir im Vergleich zur Thermik über die Lichtintensitätsverhältnisse, die Beleuchtungsextreme, die Insolationsdauer einzelner Landgebiete noch recht schlecht unterrichtet. Das gilt in noch erhöhterem Maße von unserer Kenntnis über die Lichtverhältnisse im Wasser der Seen und Meere.

Zur Feststellung der Durchsichtigkeit des Wassers bedient man sich heute noch vielfach einer weißen, kreisrunden Mattscheibe von 20 cm Durchmesser (Krümmel gibt 50 oder 45 cm Durchmesser an). Man hat nun die Tiefe (Sichttiefe) zu beobachten, in der die Scheibe dem Auge entschwindet, nach weiterer, tieferer Versenkung beim Aufziehen eben wieder sichtbar wird.

Die ersten, noch unvollkommenen Senkversuche wurden schon 1817 von O. von Kotzebue an Bord des Rurik im Pazifischen Ozean angestellt; planmäßige Versuche in größerem Maßstabe stellten dann Lorenz, P. Secchi (daher der Name Secchischeibe) und Cialdi, Wolf und Luksch, Kapitän Ascherborn u. m. a. an. Statt einer weißen kann man auch rote, gelbe oder sonstwie gefärbte Scheiben benützen.

Kaum viel vorteilhafter ist die Methode (von Soret, Spindler und Wrangell) der Versenkung eines leuchtenden Körpers, etwa einer elektrischen Lampe, bei welcher man genau die Zusammensetzung des Lichtes sowie dessen Intensität kennt und letztere konstant zu erhalten vermag.

Wir müssen bedenken, daß man sich anfangs hauptsächlich für die Frage interessierte, bis in welche Tiefen überhaupt das Licht noch vorzudringen vermag, d. h. von welcher Tiefe ab wir von einer „aphotischen" Region sprechen können. Man kam auf den Gedanken, die Reduktion von Silbersalzen durch das Licht, d. h. die dabei auftretende Schwärzung des chemischen Präparates, als Maß für die Lichtstärke zu benützen. In jener Tiefe, wo keine Schwärzung

mehr eintrat, glaubte man den Beginn der „aphotischen“ Region gefunden zu haben (Fig. 15).

Allein je feinere, lichtempfindlichere Präparate man verwendete (Chromsilberpapier, Bromsilberpapier, Bromsilbergelatineplatten), desto weiter nach unten mußte der Beginn der aphotischen Region angesetzt werden. Viel wichtiger für die Biologie des Planktons ist die Frage nach der Intensität des Lichtes in den einzelnen Wasserschichten, in denen assimilierendes Phytoplankton sich aufhält, denn die untere Verbreitungsgrenze des Phytoplanktons muß ja mit dem ihm eben noch genügenden Lichtintensitätsminimum zusammenfallen, so wie die Verbreitungsgrenze nach der Oberfläche mit einem eben noch erträglichen Lichtintensitätsmaximum für die betreffenden Formen übereinstimmen muß; ja es könnten auch tägliche, jährliche Lichtintensitätsschwankungen mit ebenso periodisch verlaufenden Ortsveränderungen des Phytoplanktons und damit des Plankton überhaupt in Beziehung gebracht werden.

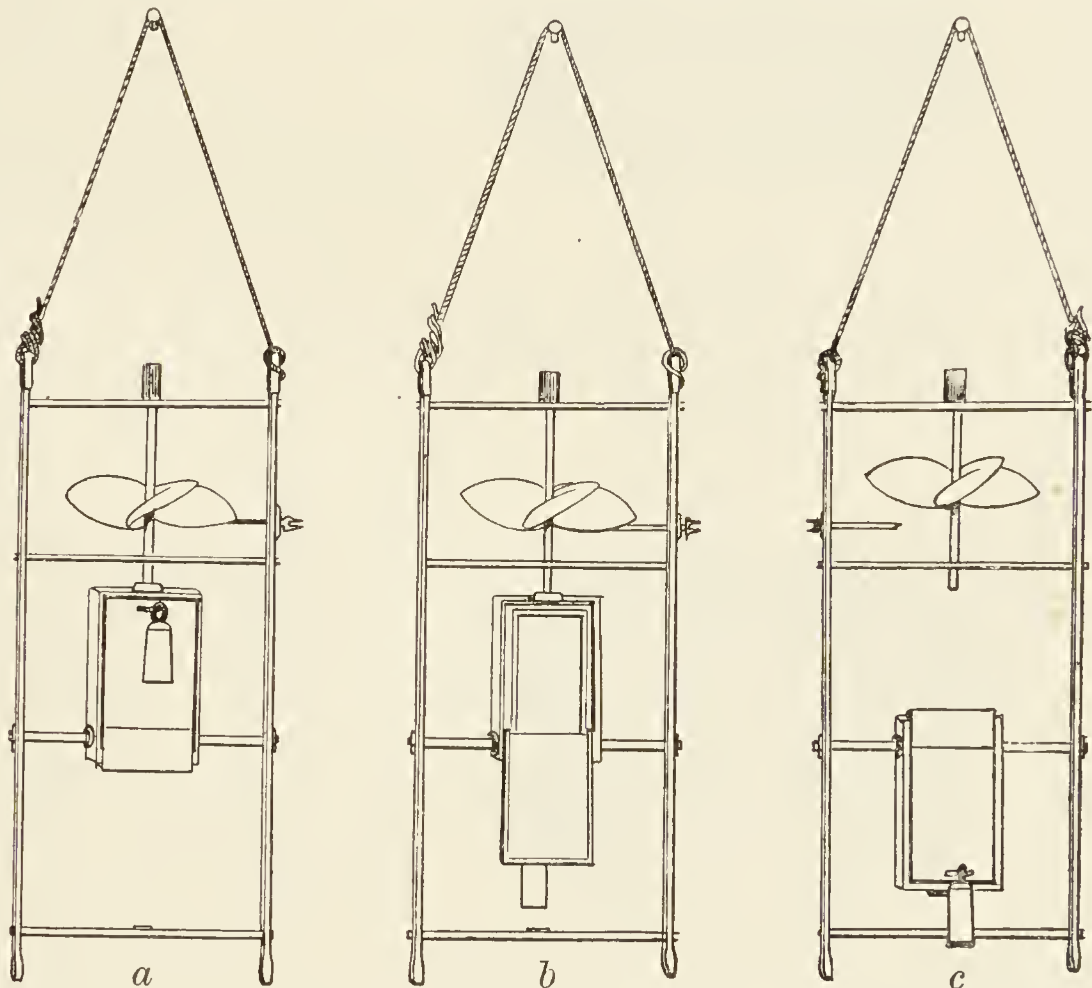


Fig. 15. Petersens photographischer Apparat zur Messung der Lichtintensität in größeren Tiefen. (Nach Chun.) *a* geschlossen, beim Versenken; *b* geöffnet, beim Beginn des Aufholens; *c* geschlossen, aufgeholt.

Linsbauer versuchte nun, einen Apparat zu konstruieren, der es erlaubt, mit hochempfindlichen Silbersalzen (photographischen Films), welche in beliebiger Tiefe eine bestimmte Zeit hindurch dem Lichte ausgesetzt werden, in vergleichenden Maßangaben die Lichtintensität zu ermitteln.

Die Form des Apparates (Fig. 16) ist die einer flachen Dose. Der Deckel (*A'*) der Dose (*A*) trägt den ganzen Bewegungs- d. h. Expositionsmechanismus. Derselbe besteht aus zwei Hauptteilen: Der eine bewirkt die Umdrehung einer Achse, an welcher ein Träger zur Auf-

nahme der lichtempfindlichen Schicht (Platte, Papier usw.) befestigt ist, der zweite reguliert die Bewegung, welche er teils auslöst, teils arretiert. Die Auslösung sowie die Arretierung erfolgt durch einen Elektromagneten. Seine beiden Spulen sind ebenfalls auf dem Dosendeckel montiert. (Näheres s. in der Figurenerklärung.)

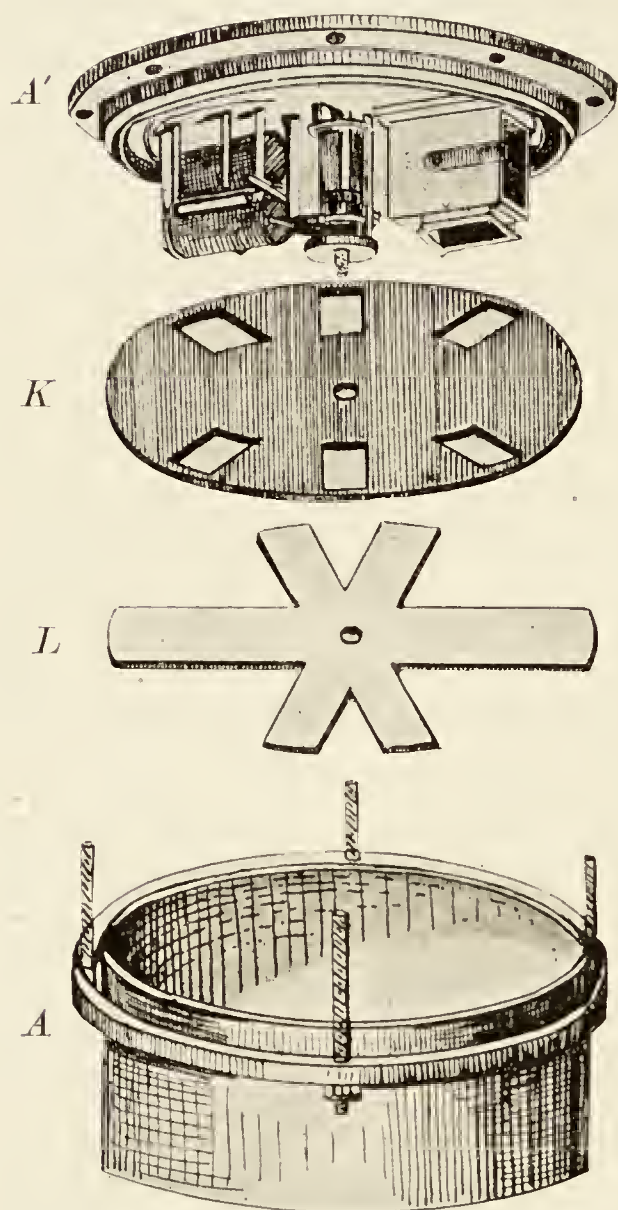


Fig. 16. Linsbauers Photometer. (Nach Linsbauer, etwas verändert.) Die einzelnen Bestandteile sind übereinander gezeichnet.
A Gehäuse (Dose). *A'* der Deckel mit seinem Mechanismus: rechts die Dunkelkammer zur Aufnahme der Gefäße mit absorbierenden Flüssigkeiten, welche nur spektroskopisch bestimmtes Licht durchzulassen haben. Der unteren Lichteinlaßöffnung entspricht eine ebensolche, durch eine Glasplatte verschlossene am Dosendeckel (auf der Fig. nicht sichtbar); links der Elektromagnet, zwischen beiden, im Deckelzentrum, die Scheibenachse mit Feder und Zahnrad. Auf diese Achse wird *K*, die 6fenstrige Kreisscheibe mit den Films aufgesetzt, die durch den darüber befestigten Stern *L* niedergehalten werden.

B. Ergebnisse.

Trotz der Einfachheit und Mangelhaftigkeit der Methode haben doch auch die Versuche mit der Senkscheibe zu einigen interessanten Ergebnissen geführt, die wir zunächst bezüglich des Süßwassers kurz besprechen wollen.

Wie bei der Besprechung des Chemismus sehen wir auch hier bei der Transparenz einen gewissen Zusammenhang mit der Tiefe des Gewässers, die im allgemeinen proportional ist der Durchsichtigkeit, doch gibt es natürlich auch hier noch andere Faktoren, die dabei eine Rolle spielen, und nicht wenige Ausnahmen.

Im Meere, insbesondere in der Hochsee der wärmeren Zone, dürfte die Sichttiefe im allgemeinen bedeutender sein als im Süßwasser, während wir die geringsten Maximalzahlen in der Küstennähe zu erwarten haben.

In der Ostsee erreicht nach Aschenborn die Transparenz nur ungefähr den dritten Teil der im Mittelmeer beobachteten.

Mit ungefähr 50 m dürfte das überhaupt erreichbare Maximum der Sichttiefe gegeben sein.

Bezüglich des jahreszeitlichen Wechsels der Transparenz gilt als durchaus nicht allgemein gültige Regel ein Maximum im Winter und ein Minimum der Durchsichtigkeit im Sommer.

Beeinflußt wird die Transparenz in erster Linie von der Menge der suspendierten mineralischen sowie organischen Körperchen (Plankton), ferner von der Beleuchtung und der Tageszeit, der Farbe und Temperatur (wenigstens indirekt). Die Fig. 17 zeigt sehr schön die Abhängigkeit der Durchsichtigkeit vom Planktongehalt des Wassers.

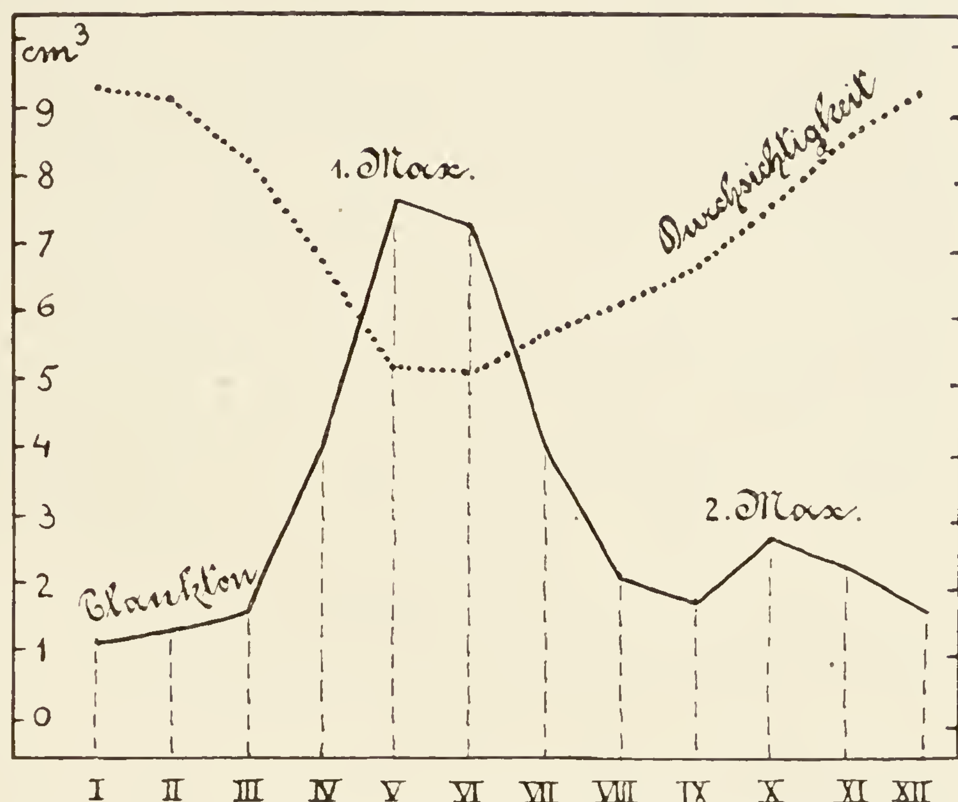


Fig. 17. Planktonquantität und Transparenz des lac d'Annecy in den einzelnen Monaten auf Grund zehnjähriger Beobachtungen. (Nach Le Roux.)

Der Einfluß des Planktons auf die Durchsichtigkeit des Wassers scheint früher vielfach insofern überschätzt worden zu sein, als man annahm, daß in allen Fällen die Quantität des Planktons die Transparenz des Wassers beeinflusse. Das ist tatsächlich der Fall in plankton-, namentlich phytoplanktonreichen Seen, so in denen der norddeutschen Tiefebene. Apstein gibt darüber folgende Daten:

	Molfsee	Westensee	Plönersee
Planktongehalt . .	1363 ccm	167 ccm	13 ccm
Transparenz . . .	0,5 m	6 m	10 m

Ähnlich liegen die Verhältnisse im Meere. G. Schott kommt zu dem Resultate, daß das Planktonvolumen von überwiegendem und maßgebendem Einfluß auf die Transparenz des Meerwassers, jedoch nicht als die einzige Ursache zu betrachten ist. Während der Valdivia-Expedition zeigten z. B. im Durchschnitt

	Planktonvolumen	Sichttiefe
11 planktonarme Stationen	85 ccm	26 m
12 planktonreiche Stationen	530 „	16 „

Fol und Sarasin vermuten für den Genfersee in 120 m Tiefe noch starkes Licht, in 170 m Tiefe soll die Beleuchtung der einer klaren, mondscheinlosen Nacht gleichen.

Viel wichtiger ist für uns die Frage nach der für die Assimilation des Phytoplanktons nötigen Intensität der Lichtstrahlen. Hofer, Lampert und Krümmel machen auf die, wie es scheint, zu wenig beachteten, diesbezüglichen Angaben Regnards aufmerksam.

Aus diesen geht hervor, daß die Intensitätsabnahme schon im ersten halben Meter bedeutend ist, ja Regnard findet sie in der Seine sogar schon innerhalb des ersten Dezimeters auffallend stark. In filtriertem Wasser ist die Abnahme der Intensität bedeutend geringer und erfolgt auch gleichmäßiger.

Einen Anhaltspunkt für den der Phytoplanktonassimilation nötigen Lichtintensitätsgrad wird uns die vertikale Ausbreitung des Phytoplanktons selbst geben, und da hat es sich gezeigt, daß das Vorkommen desselben auf die „Zweihundertfadenleine", also ungefähr auf eine Oberflächenschicht von etwa 400 m beschränkt ist. Unterhalb dieser Zone kommen jedenfalls assimilierende, lebende Pflanzen nur in sehr geringer Menge vor.

Da indessen in dieser 200 Faden-Zone die Verteilung des Phytoplanktons keine gleichmäßige ist, sondern auch hier einige Formen höhere, andere tiefere Zonen bevorzugen, können wir schließen, daß nicht alle Phytoplanktonten auf dieselben Intensitätsgrade abgestimmt sind. Und in der Tat hat ein mit in Glaskolben eingeschlossenen Diatomeen (*Asterionella*) unternommener Versuch gezeigt, daß diese Algen sich, in verschiedene Tiefen versenkt, verschieden stark vermehrten, und zwar fand die stärkste Vermehrung in Tiefen von 3 bis 8 m statt. Die Versuche ergaben, daß sich *Asterionella* bei stärkerer Lichtintensität auch stärker vermehrt, daß aber das Lichtintensitätsmaximum in diesem Falle nicht etwa erst an der Oberfläche, sondern schon in 2 m Tiefe erreicht war: in geringeren Tiefen als 2 m nämlich fand ebenfalls keine Vermehrung mehr statt.

Die Ergebnisse dieses Experimentes stimmen gut mit dem überein, was wir bisher über die Verteilung des Planktons in den oberen Meeresschichten wissen. In bezug auf das Quantum an lebender, organischer Substanz lassen sich mit Chun die Wasserschichten in drei Etagen gliedern. Die oberste Etage, wir wollen sie die euphotische Region nennen, reicht bis zu 80 m hinab und ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die niederen pflanzlichen Organismen unter dem Einfluß des Sonnenlichtes üppig gedeihen, indem sie durch Assimilation ihren Leib aufbauen. Die zweite Etage, die dysphotische Region, reicht von 80 bis zu etwa 350 m. Sie zeichnet sich dadurch aus, daß in ihr nur wenig pflanzliche Organismen ganz unabhängig von den verschiedenen, dort obwaltenden Temperaturen ihre Existenzbedingungen finden. Diese „Schattenflora", wie sie Schimper genannt hat, setzt sich hauptsächlich aus einigen Diatomeengattungen (*Planktoniella, Asteromphalus, Coscinodiscus*) und aus der kugeligen Alge *Halosphaera* zusammen (Farbentafel Fig. 5).

In der dritten Etage, der aphotischen Region, wird nahezu kein lebendes Phytoplankton mehr gefunden.

Mit ca. 400 m Tiefe werden wir ungefähr auch die obere Grenze der eigentlichen Tiefsee annehmen können (Chun) — ungefähr, „denn erstens verschiebt sie sich in den polaren Gegenden nach den Jahreszeiten, in den übrigen nach den Tageszeiten, zweitens leben viele Formen in ihren Jugendstadien in den Oberflächenschichten, und drittens reicht für viele das Verbreitungsgebiet bis in höhere Schichten hinauf.“ (Brauer.)

Daß im Süßwasser den oberflächlichen Algenwucherungen, die als „Wasserblüte“ allgemein bekannt sind, bei der Intensitätsabnahme des Lichtes große Bedeutung zukommt, daß sie gewissermaßen als Lichtschirm wirken für das Plankton tieferer Schichten, scheint außer Frage zu sein.

5. Die Farbe des Wassers.

A. Apparate.

Um die Farbe eines Gewässers zu bestimmen, bedient man sich heute fast ausschließlich der Forelschen Farbenskala (Xanthometer). Dieselbe besteht aus einer Reihe mit gefärbten Flüssigkeiten gefüllter Röhren. Forel verwendete folgende Stammlösungen:

für blau: 0,5 g Kupfersulfat + 5 ccm Ammoniak + 95 ccm Wasser,
für gelb: 0,5 g neutr. chromsaures Kali in 100 ccm Wasser.

Dreizehn nach den unten angegebenen Zahlen dargestellte Mischungen werden filtriert und in ebenso viele Fläschchen von etwa 8 mm Durchmesser und beliebiger Höhe (etwa 15 cm) gegeben und stellen so eine Skala dar, nach der die Farbe des zu untersuchenden Gewässers durch Vergleich zu bestimmen ist.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
blau	100	98	95	91	86	80	73	65	56	46	35	23	10
gelb	0	2	5	9	14	20	27	35	44	54	65	77	90

Um die störende Wirkung der Sonnenstrahlen abzuhalten, spannt man über sich einen schwarzen Schirm auf und sieht an der Schattenseite des Bootes, indem man sich über die Bordwand vorbeugt, senkrecht auf die Wasserfläche. Bei leicht bewegtem Wasser bedient man sich des Wasserspiegels.

B. Ergebnisse.

Optisch leeres Wasser von vollkommener Durchsichtigkeit muß uns über tiefen Regionen vollkommen schwarz erscheinen; destilliertes Wasser hat in Schichten von 1—2 und mehr Meter Dicke eine schöne

natürliche, blaue Farbe: je durchsichtiger, desto blauer ist im allgemeinen das Wasser. Blau sind im allgemeinen die Quellseen, grüne Seen vor allem in humusarmen Gegenden, insbesondere im Kalkgebirge anzutreffen, braune Seen in humusreichen Gegenden, besonders im Urgebirge und in Moorgegenden (Breu). Als Faktoren, die eine Veränderung der reinblauen Wasserfarbe in Gelb, Grün, Rot und Braun bedingen, werden etwa folgende namhaft gemacht:

1. Tiefe des Wassers, 2. Farbe des Grundes, 3. Intensität des Himmelslichtes (Klarheit oder Bewölkung des Himmels), 4. Erhebung der Sonne über den Horizont, 5. Temperatur und Salzgehalt, welche den Brechungsindex des Wassers verändern, 6. Bewegung der Oberfläche, 7. Beschaffenheit, Größe und Menge der vom Wasser in der Schwebe gehaltenen mineralischen oder vegetabilischen Körper (Algen) und Tiere.

Für uns ist jedenfalls die Färbung des Wassers durch pflanzliche und tierische Körper, speziell Planktonten, zunächst von Interesse, und die neueren Planktonuntersuchungen haben in der Tat gezeigt, daß zwischen der Qualität und Quantität des Planktons einerseits und der Farbe und Durchsichtigkeit des Wassers anderseits ein gewisser Parallelismus besteht, ohne daß aber in allen Fällen eine genaue Proportionalität zwischen ihnen zu bestehen braucht. „Man hat also,“ sagt Schott, „auf Grund der Ergebnisse der Valdivia-Expedition anzunehmen, daß zwar die Planktonvolumen von überwiegendem und maßgebendem Einfluß auf Farbe und Durchsichtigkeit sind, jedoch nicht deren einzige Ursache sein können.“

Betrachten wir nun nach diesen Gesichtspunkten die Farbe unserer großen und kleinen Seen und Teiche und endlich die Farbe der Ozeane, so werden wir begreifen, warum gerade diejenigen Seen, welche wegen ihrer blauen Farbe berühmt sind, sich zumeist durch ihre erhebliche Größe, aber vor allem Tiefe und ihren geringen Planktongehalt auszeichnen; dabei liegen diese Seen auch gewöhnlich in südlicheren Breiten, denn auch für diese ist, wie später gezeigt werden soll, verhältnismäßige Planktonarmut denen des Nordens gegenüber charakteristisch. So bilden der wegen seines leuchtenden Blau berühmte, sonnige Gardasee, ferner der Genfersee, der Achensee u. v. a. nicht allein biologisch, sondern auch nach ihrer Farbe einen scharfen Gegensatz zu den seichten, mehr grünen und viel planktonreicheren Seen Schleswig-Holsteins.

Ähnlich verhalten sich die Meere. Schon Tyndall hat die Wasserfarbe als „Farbe eines trüben Mediums“ aufgefaßt und diesbezügliche Untersuchungen im Winter 1870—71 auf seiner Heimreise von Gibraltar

nach England angestellt, und Schütt verdanken wir den treffenden, oft zitierten Satz: „Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres.“

Der Vollständigkeit wegen mag hier nur erwähnt sein, daß neben bestimmt gefärbtem Plankton auch Schlamm in typischer Weise die natürliche Wasserfarbe zu verändern vermag. So färbt der Amazonas das Meer auf weite Strecken hin kaffeebraun, vor dem Nildelta hat das Mittelmeer einen schmutzig gelblichgrünen Farbenton angenommen und das „Gelbe Meer“ verdankt seinen Namen den ungeheuren, vom Hoangho mitgeführten, gelben Schlammassen. Das „Purpurmeer“ Kaliforniens dagegen beherbergt zuzeiten massenhaft rotgefärbte Crustaceen, nach anderen Autoren Trichodesmien, das Persische Meer, auch „grünes Meer“ genannt, ist offenbar zuweilen von monotonem Phytoplankton grünlich gefärbt und den Namen des „Roten Meeres“ leitete man, wohl kaum mit Recht, von einer seinerzeit dort zuerst gefundenen, aber auch anderweitig mitunter massenhaft vorkommenden Planktonalge ab, dem *Trichodesmium erythraeum* (Fig. 18).

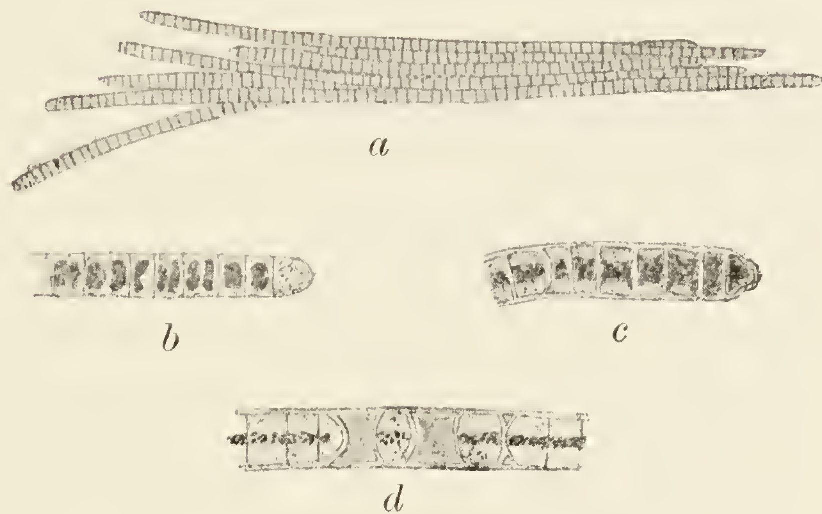


Fig. 18. *Trichodesmium erythraeum Ehrbg.* (Nach Wille.)
a ein in Auflösung begriffenes Bündel, *b*—*d* Fäden, stärker vergrößert, *c*—*d* Bildung von Vermehrungsakineten, *c* durch Verdicken und Spalten der Querwände, *d* durch Absterben der Zwischenzellen.

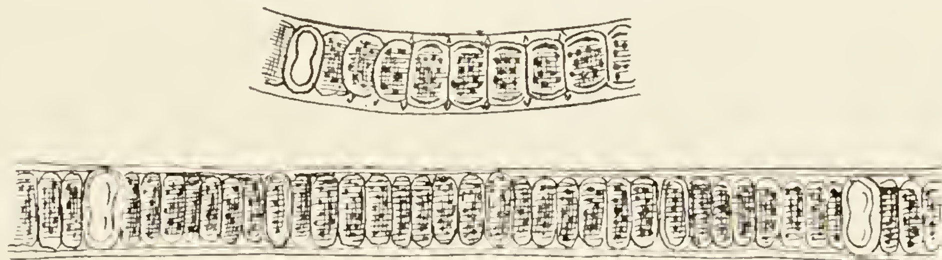


Fig. 20. *Nodularia spumigena Mertens.* (Nach Bornet und Thuret aus Wille.)

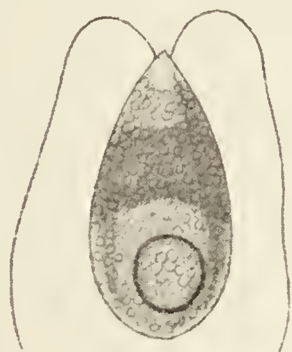


Fig. 19. *Dunaliella salina Dunal.* (Nach Hamburger.)

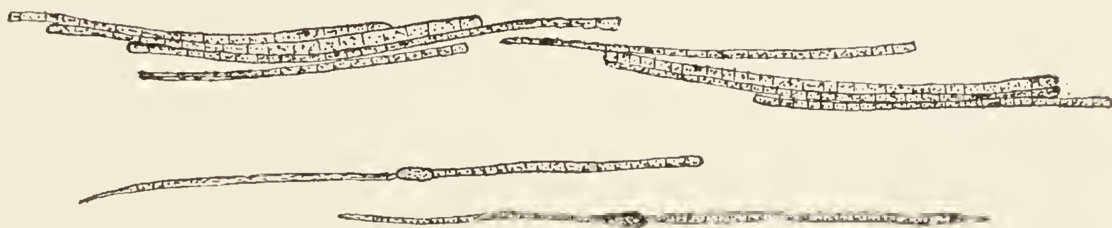


Fig. 21. *Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs.* (Nach Kützing aus Wille.)

Lange, blutrote Streifen, die am 3. Juni 1845 an der portugiesischen Küste in der Nähe der Tajomündung auftraten, sind nach Montague auf Massenwucherungen einer Alge, *Dunaliella salina* (Fig. 19), zurück-



Fig. 22. *Gonyaulax polygramma Stein.* (N. Okamura.)

zuführen, während in der Ostsee eine eigenartige, oft graugelbe oder grüne Färbung durch *Nodularia* (Fig. 20) und *Aphanizomenon flos aquae* (Fig. 21) u. a. als „Wasserblüte“ auftretende Algen hervorgerufen wird. Eine Chlorophycee, *Diselmis* (= *Sphaerella?*) *marina*, färbte am 3. März 1840 das Wasser im Hafen von Cette intensiv grün.

Monotones Peridineenplankton bedingt zumeist eine rote oder braune Verfärbung des Wassers. Carter bezeichnet *Peridinium sanguineum* als die Ursache des roten Küstenwassers bei Bombay, Whitelegge *Glenodinium rubrum* als den Urheber einer ähnlichen Erscheinung, die 1891 bei Australien beobachtet wurde. Im Jahre 1898 entdeckte Mead eine Art derselben Gattung in dem „red-water“ der Narragansett-Bay (in Mass. U. S. A.). Nishikawa sieht in einer *Gonyaulax*-Art die Ursache der „red-tide“ an den japanischen Küsten (Fig. 22). Paulsen fand das Wasser im Seydisfjord (Ostisland) blutrot verfärbt von einem Protozoon *Mesodinium pulek.*

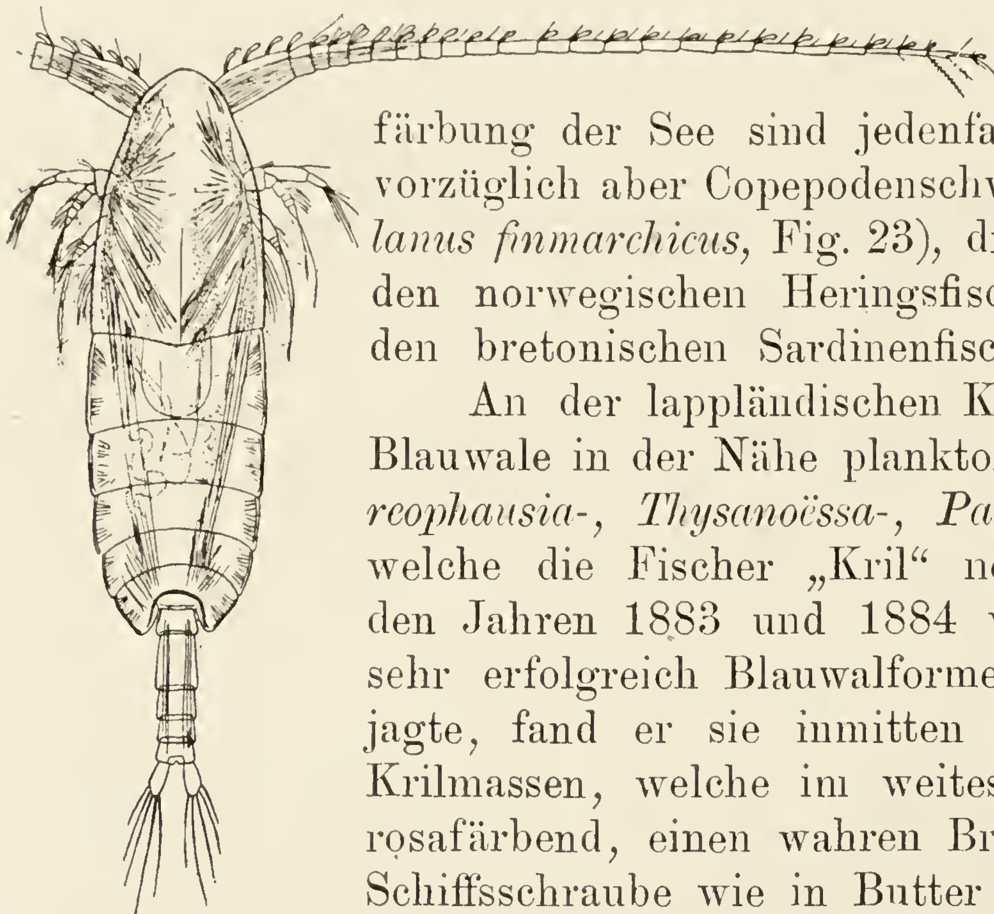


Fig. 23. *Calanus finmarchicus (Gunner)* ♂. (N. G. O. Sars.)

Von besonderer Bedeutung für die Rotfärbung der See sind jedenfalls Crustaceen aller Art, vorzüglich aber Copepodenschwärme (hauptsächlich *Calanus finmarchicus*, Fig. 23), die als Rotäsung (Rödaat) den norwegischen Heringsfischern, als „boët rouge“ den bretonischen Sardinenfischern wohlbekannt sind.

An der lappländischen Küste halten sich gewisse Blauwale in der Nähe planktonischer Kruster auf (*Boreophausia-*, *Thysanoëssa-*, *Parathemisto*-Arten u. a.), welche die Fischer „Kril“ nennen. Als Goebel in den Jahren 1883 und 1884 vom Mai bis September sehr erfolgreich Blauwalformen sehr nahe der Küste jagte, fand er sie inmitten oder in der Nähe von Krilmassen, welche im weitesten Umkreise das Meer rosafärbend, einen wahren Brei bildeten, in dem die Schiffsschraube wie in Butter arbeitete (Linko). Ein milchiges Aussehen verleiht ferner ein Copepode, *Eurytemora affinis*, dem Brackwasser der Elbe (Timm). Auch Würmer können eine ähnliche Trübung des Wassers

bedingen; so soll nach Collin die See bei den Samoainseln zur Palolozeit durch die massenhafte Ausstoßung der Eier und des Sperma weithin grünlich- und weißlichtrübe gefärbt erscheinen.

Auch Tunicatenschwärme können das Wasser verfärben. Hier einige Beispiele: Forbes beobachtete an der Nordküste Schottlands rote Wolken im Meere; sie bestanden ausschließlich aus Appendicularien. Auch Quoy und Gaimard berichten (1833), daß eine *Oikopleura*, die sie in der Algoabucht fanden, das Meer rotbraun erglänzen ließ.



Fig. 24. *Eutreptia lanowi Steuer.* (Original.)

Während der Valdivia-Expedition konnte man nach Apstein an der Westküste Südafrikas „vom Schiffe aus eine gelbgrüne Wolke sehen, die etwas länger als das Schiff war (ca. 100 m), aber an der breitesten Stelle höchstens halb so breit. Die Wolke bestand aus *Salpa flagellifera*, die hier an dem Westrande des Benguelastromes sich angesammelt hatten."

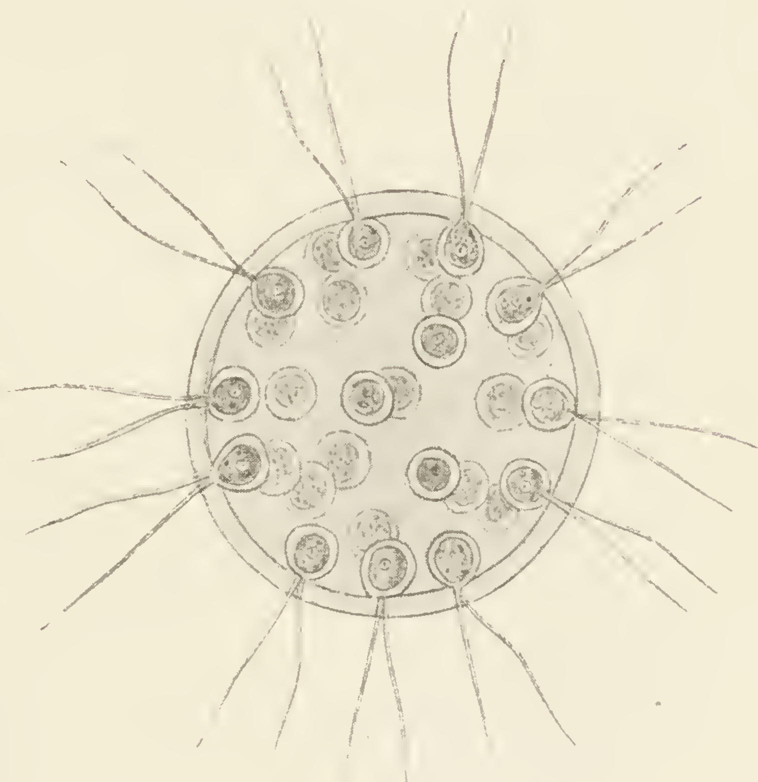


Fig. 25. *Eudorina elegans Ehrenbg.* (Nach Lemmermann.)

In der nördlichen Adria fand Graeffe einmal im Juni Echinodermenlarven (von *Echinocardium mediterraneum*) in so großer Zahl, „daß große rote Streifen die Meeresfläche bedeckten"; ein andermal wurde im November, eine Seemeile von der Küste zwischen Triest und Miramar, ein Schwarm einer *Mysis*-Art beobachtet, „der die See weithin rot färbte." Intensive Grünfärbung beobachtete ich einige Male und zwar gewöhnlich zu Anfang des Sommers im „Canal grande" von Triest, hervorgerufen durch Massenproduktion einer marinen Euglenoide, *Eutreptia lanowi* (Fig. 24). Auffallend ist jedenfalls bei den durch Planktonorganismen hervorgerufenen Verfärbungen des Seewassers, daß das Phänomen in der Mehrzahl der Fälle an die Küste gebunden ist. Die häufigste Farbe ist rot, am spärlichsten treten durch grüne Organismen bedingte Verfärbungen auf.

Auch in Teichen und Seen wird die natürliche Farbe des Wassers

bisweilen durch plötzlich massenhaft auftretende Planktonten verändert. So wird Grünfärbung u. a. hervorgerufen durch:

Richteriella botryoides, Protococcus botryoides, Scenedesmus quadricauda, Cartesia cordiformis, Pandorina morum, Eudorina (Fig. 25) und *Volvox* (Fig. 26), durch *Chlamidomonas, Phacotus* und *Euglena*, ferner durch die Desmidiaceen *Cosmarium silesiacum* und *Polyedrium trigonum*, endlich sehr häufig durch die Schizophycee *Clathrocystis aeruginosa* (Fig. 27). Reines *Dinobryon*-Plankton (Fig. 28) bedingt einen grüngelblichen Farbenton, gelbgrünlich fand Klunzinger das Wasser im Loppiosee (bei Riva) verfärbt von einer Diatomee, *Synedra acus*, während eine andere Diatomee, *Diatoma tenue var. elongatum*, den Heidesee bei Plön lehmgelb zu färben vermag. Im Zürichsee gibt *Tabellaria fenestrata* (Fig. 29) dem Wasser einen gelbbraunen Farbenton.

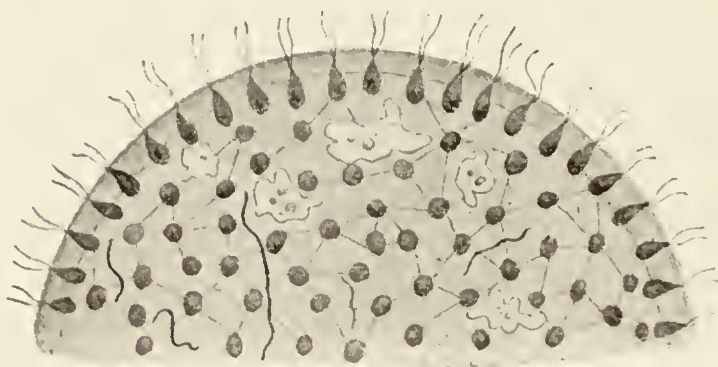


Fig. 26. *Volvox minor* Stein mit Amoeben und Fadenbakterien. (Nach Molisch.)



Fig. 27. *Clathrocystis aeruginosa* (*Kütz.*) *Henfr.* (Nach Kirchner aus Wille.)

Rotfärbung bedingen u. a. die Schwefelbakterie *Pseudomonas* (*Chromatium*) *okeni*, ferner *Euglena sanguinea* und *Astasia haematodes*. Klunzinger fand einen See bei Stuttgart bräunlich bis rostrot gefärbt von einem *Ceratium*, Lozeron den Zürichsee bisweilen rotbraun von der im Plankton prädominierenden *Oscillatoria rubescens* (Fig. 30). Von der Bevölkerung wird diese oft blutrote, durch diese Spaltalge bedingte Seenfärbung als das Auftreten des „Burgunderblutes" bezeichnet. Kürzlich wurde sie auch in einem See des Trentino in großen Mengen von Largaiolli aufgefunden.



Fig. 28. *Dinobryon sertularia Ehrbg.* (N. Stein.)



Fig. 29. *Tabellaria fenestrata Kg.* (Nach Kirchner.) *a* Gürtelseite, *b* Schalenseite.



Fig. 30. *Oscillatoria rubescens D.C.* (Nach Kützing.)

Auch Daphnia-Arten, ferner *Cyclops strenuus* und einige *Diapto-*

mus-Arten können, wenn sie in großen Mengen auftreten, die oberflächlichen Wasserschichten röten (namentlich im Winter, im Hochgebirge und im hohen Norden), und Zacharias berichtet von einer roten Wassermilbe (*Diplodontus despiciens*), die in einer Bucht des ehemaligen salzigen Sees bei Halle a. S. in solch außerordentlicher Anzahl angesammelt war, „daß das Wasser längs des Ufers auf weite Strecken hin hochrot aussah."

Selbst der Eisdecke, die im Winter unsere Seen und Teiche bedeckt, vermag unter Umständen das in ihr eingefrorene Plankton eine typische Färbung zu verleihen. Wesenberg-Lund fand im Winter 1894—95 das Eis in einer Bucht des Schloßsees von Frederiksborg braunschwarz gefärbt von Unmengen von Dauereiern eines Rädertieres, *Brachionus pala*, die zusammen mit Ephippien und Statoblasten im Eis eingefroren waren.

Der innige Zusammenhang zwischen Planktonproduktion und Wasserfarbe läßt sich sehr schön in den baltischen Seen verfolgen. Das im Vorfrühling sehr klare, planktonarme Wasser nimmt gegen den Mai zu einen gelblichbraunen Farbenton an wegen der nun massenhaft wuchernden Diatomeen. Im Sommer wird ein Teil der Seen grün oder blaugrün wegen der nun dort sich entfaltenden blaugrünen Algenflora. Ein Teil der Seen bleibt gelbbraun, aber diese Farbe wird jetzt nicht mehr durch ein Diatomeenmaximum bedingt, sondern ausschließlich durch Ceratien, die über Sommer die Spaltalgen vertreten. Erst im Herbst ist die gelbbraune Färbung der Seen eine allgemeine und diese wird durchgehends durch das zweite oder Herbstmaximum der Diatomeen bedingt.

Im Spätherbst beginnt sich dann das Wasser im Zusammenhang mit der zunehmenden Verarmung des Planktons zu klären (Wesenberg-Lund).

Seen von blaugrüner Planktonfarbe überziehen sich an windstillen Sommertagen bisweilen mit einem ebenso gefärbten Schleier. Wir werden uns mit dieser als „Wasserblüte"[1]) allbekannten Erscheinung noch später wiederholt zu beschäftigen haben. Während die früher besprochene, durch Planktonten bedingte Verfärbung des Wassers auch zur gleichen Zeit durch mehrere Planktonarten hervorgerufen werden kann („Vegetationsfärbung" dann genannt), von denen aber immerhin eine mehr oder weniger vorherrschen kann, erweist sich die Wasserblüte als aus winzigen Algen fast ausnahmslos einer

1) Früher weniger treffend „Seenblüte" genannt, weil sie nicht nur auf Seen vorkommt, sondern auch in Teichen, Flüssen (z. B auf der Havel) und im Meere.

Art bestehend (Algenwasserblüte). Vermöge ihres geringen spezifischen Gewichts emporgetrieben, halten sich diese Algen bei ruhigem Wetter stets oben und lassen sich dadurch auch leicht von den übrigen Planktonorganismen sondern bzw. wie Rahm abschöpfen.

Die Wasserblüte bildenden Algen gehören hauptsächlich den Blaualgen (Schizophyceen) an, und zwar den Familien der Rivulariaceen (so *Rivularia echinulata*), Nostocaceen (*Anabaena*-Arten), Oscillatoriaceen (*O. rubescens*, Fig. 30) und der Chroococcaceen (besonders *Clathrocystis aeruginosa*, Fig. 27).

Im Zürichsee sollen es die zuweilen im Herbst massenhaft an der Oberfläche erscheinenden Ephippien einer Cladocere, *Daphnia cucculata*, sein, die das Wasser weithin wie mit einem feinen, glänzenden Staub bedeckt erscheinen lassen (Lozeron). Wir hätten hier den seltenen Fall einer durch tierische Planktonten verursachten Wasserblüte.

Eine gelbliche Pollenwasserblüte pflegt von den Pollen der Windblütler (Coniferen, Erlen und Betulaceen) verursacht zu werden, die auch den sog. Schwefelregen erzeugen.

Auch im Meere sind Wasserblüten beobachtet worden, doch meist in schwachsalzigem Wasser (Ostsee, Finnischer Meerbusen), hervorgerufen von denselben Arten, die auch im süßen Wasser die zarten Algenschleier erzeugen (*Aphanizomenon* und *Rivularia*). Auch die Sägespänesee oder den Passatstaub (von Seeleuten wohl auch Walfischblut genannt oder als Fischlaich gedeutet) werden wir vielleicht den marinen Wasserblüten zuzurechnen haben.

6. Der Geruch des Wassers.

Whipple hat die verschiedenen Gerüche der Seen genauer untersucht und unterscheidet:

a) einen aromatischen Geruch;
b) einen Fischgeruch;
c) einen Grasgeruch.

Mez nimmt folgende Abstufungen an:

geruchlos	fischartig	faul
dumpfig	moderig	stinkend faul.

Der Geruch des Wassers stammt offenbar, wenn wir von den Abwässern absehen, in vielen Fällen von den abgestorbenen Planktonorganismen und wird sich daher während und namentlich kurz nach dem Produktionsmaximum des Planktons am auffallendsten bemerkbar machen; in den meisten Fällen wird es sich dabei um Phytoplankton

handeln, hauptsächlich um grüne, „Wasserblüten" bildende Formen. Die Schizophyceen insbesondere sollen sich durch einen „grassy odor" auszeichnen, den Geruch von *Clathrocystis* (Fig. 27) nennt Whipple „sweet grassy", angenehm grasartig.

Verschieden von dem des Süßwassers ist der Geruch des Seewassers, wohl auch größtenteils bedingt durch die in Zersetzung übergehenden, organischen Stoffe; er ist an der Küste intensiver als auf hoher See, vielleicht auch am Meeresgrunde stärker als an der Oberfläche.

Nach Fuchs soll das Meer im Indischen Ozean bisweilen infolge der großen Anhäufung von Oscillatorien einen sumpfartigen Geruch annehmen. C. F. A. Schneider berichtet, daß von dem *Trichodesmium erythraeum* (Fig. 18) der Javasee und aus dem Molukkischen Archipel in der Kajüte „schon eine kleine Menge der Substanz einen durchdringenden, doch nicht unangenehmen Geruch, an jenen des Heues erinnernd", verbreitete.

Unter den Planktonflagellaten soll eine *Peridinium*-Art im Herbst des Jahres 1898 an der amerikanischen Küste in der Nähe von Rhode Island in Massen aufgetreten sein, und die an der Oberfläche flottierenden, absterbenden Individuen sollen sich weithin durch ihren Geruch bemerkbar gemacht haben.

Im Herbste des folgenden Jahres 1899 und im Jahre 1900 traten in japanischen Häfen tief bräunlichgelbe Wolken von *Gonyaulax polygramma* (Fig. 22) auf, die einen unangenehmen Geruch verbreiteten, ähnlich dem der Algen, „wenn sie in großer Menge gesammelt werden". Ließ der (schon früher genannte) Beobachter Nishikawa das verfärbte Wasser in einem Glase über eine Woche ruhig stehen, so begann es nach Schwefelwasserstoff zu riechen.

Von angenehmerem Geruch des Seewassers weiß Teodoresco zu berichten: eine rote Volvocacee, nämlich die uns schon bekannte *Dunaliella salina* (Fig. 19) soll, wo sie in größerer Menge vorkommt, einen herrlichen Veilchenduft entsenden.

Diese wenigen, zum Teil recht zweifelhaften Angaben zeigen, wie schlecht wir noch über den Geruch des Wassers orientiert sind, zu dessen Feststellung wir auf das am schlechtesten ausgebildete unserer Sinnesorgane angewiesen sind. Ich habe die Empfindung, daß der typische „Meergeruch" auf der Nordsee intensiver ist als z. B. im Mittelmeer, was sich vielleicht mit dem Planktonreichtum der nordischen Meere in Zusammenhang bringen ließe. Jedenfalls wäre die Aufzeichnung gelegentlicher Beobachtungen nicht überflüssig; es wäre möglich, daß namentlich an den Stellen lebhafter vertikaler Wasserströmungen der

„Meergeruch“ intensiver ist als anderswo. Puff bringt nämlich den sogenannten Korallengeruch, d. h. den Geruch sich zersetzender Meeresorganismen mit dem Auftreten kalten Auftriebwassers in Zusammenhang, durch das Organismen tieferer Wasserschichten in größeren Mengen an die Oberfläche emporgewirbelt werden und hier rasch zugrunde gehen.

Schließlich mag nicht unerwähnt bleiben, daß das Meerwasser den in Zersetzung begriffenen Planktonten vielfach nicht nur seinen Geruch verdankt, sondern wohl auch stellenweise seine klebrige, fettige Eigenschaft. Im Gegensatz zum Süßwasser ist es bei Berührung mit unserer Haut durch eine sehr bemerkbare Weichheit ausgezeichnet.

„Taches d'huile“ nennt man in der französischen Schweiz glatte, schimmernde, stille Wasserstellen auf dem sonst schwach gekräuselten See. Sie entstehen wahrscheinlich durch das Öl, welches während des Verwesungsprozesses organischen Materiales, wohl zumeist des Planktons, frei wird; dieses „Planktonöl“ steigt empor und breitet sich an der Oberfläche aus. Auch die Schaumstreifen an der Meeresküste hat man mit dem Planktonöl in ursächlichen Zusammenhang gebracht. Vielleicht gibt, wie Wesenberg-Lund vermutet, das Planktonöl den Wellen die Fähigkeit, während sie sich brechen, Luftblasen zu bilden und so die Entstehung des Schaumes zu bedingen; der reine, ganz weiße Schaum ist für die Wellenkämme des Meeres durchaus charakteristisch.

7. Die Druckverhältnisse des Wassers.

Der Druck, unter dem die Oberfläche der Seen und Meere unserer Erde steht, beträgt eine Atmosphäre; er ist gleich dem Drucke einer Wassersäule von 10 m Höhe und wächst demnach in vertikaler Richtung mit je 10 m Tiefe um eine Atmosphäre. Der mit der Tiefe wachsende Druck würde, so meinte man früher, in größeren Tiefen jedes Leben unmöglich machen, indem die Organismen einfach zermalmt würden. Das wäre in der Tat der Fall, wenn die Tiefseeorganismen selbst nicht in ihren Körperhöhlen und Geweben von Wasser der gleichen Dichtigkeit erfüllt wären, so daß Druck und Gegendruck sich überall ausgleichen.

Eine ungeahnt rasche Anpassungsfähigkeit an veränderte Druckverhältnisse gestattet sogar nicht wenigen Planktonten eine recht ausgedehnte Verbreitung in vertikaler Richtung und ermöglicht ihnen außerdem, beliebig große vertikale Wanderungen in kurzer Zeit auszuführen. Nur so ist es möglich, daß selbst zarte Planktonten noch

lebend aus Tiefen von mehreren Tausend Metern emporgebracht werden können. Aber nicht alle hier in Betracht kommenden Organismen zeigen ein gleiches Verhalten. Die verschiedene Empfindlichkeit der Tiere gegen gesteigerten Druck suchte man experimentell festzustellen und kam dabei zu dem Resultate, daß z. B. Mollusken erst bei einem Druck von 600 Atmosphären lethargisch wurden. Copepoden schienen schon 200 Atmosphären Druck zu empfinden, wurden bei 600 Atmosphären starr und scheinbar leblos, erholten sich aber bald wieder, wenn sie in normale Lebensbedingungen zurückgebracht wurden.

Jedenfalls gibt es auch Tiefseeformen, die gegen Druckverschiedenheiten sehr empfindlich sind. „Zarte Tiefseeorganismen, die Gasblasen enthielten, können buchstäblich zerfetzt an die Oberfläche gelangen; aber auch da, wo keine luftführenden Räume sich finden, kommen umfangreiche Zerreißungen vor, wenn die Gewebe den raschen Druckverschiedenheiten nicht schnell genug zu folgen vermögen.“ (Seeliger.)

Namentlich bei Tiefseefischen ist es eine bekannte Tatsache, daß sie zuweilen mit aufgeblähtem Körper, gesträubten Schuppen, vorgetretenen Augen und umgestülptem Schlund und Enddarm an der Oberfläche erscheinen (der „Blast“ oder die „Trommelsucht“ der Tiefsee-Coregonen z. B.). Doch wirken bezeichnenderweise nur bei jenen bathypelagischen Fischen die Druckdifferenzen tödlich, die eine Schwimmblase besitzen. (Brauer u. a.) Daß selbst die planktonischen Fischeier solchen Druckdifferenzen angepaßt sind, geht aus folgender Bemerkung Nüsslins hervor: Die Eier der pelagisch laichenden Blaufelchen, die in Tiefen bis zu 250 m absinken, sind dem hohen Druck (bis zu 24 Atmosphären) durch ihre festeren Schalen angepaßt, während die größeren, dünnschaligeren Eier der Gangfische nur an den flachen Ufern des Bodensees abgesetzt werden.

Daß gefangene Tiefseetiere, wenn sie überhaupt noch lebend aufkommen, so rasch absterben, dürfte überdies weniger in dem veränderten Druck als vielmehr in der für sie zu hohen Temperatur des Oberflächenwassers begründet sein.

8. Die Bewegung des Wassers und meteorologische Einflüsse.

I.

Das Wasser befindet sich wohl niemals im Zustande absoluter Ruhe, wenn auch die Bewegungen, namentlich vertikale Strömungen, zuweilen so schwach sind, daß wir sie direkt kaum wahrzunehmen vermögen und ihr Vorhandensein nur indirekt erschließen können.

Es lassen sich folgende Arten von Wasserbewegungen unterscheiden:
a) Wellenbewegung;
b) Strömungen α) in horizontaler, β) in vertikaler Richtung;
c) Gezeiten.

a) Wellenbewegung.

Das Charakteristische der Wellenbewegung liegt darin, daß sich im wesentlichen nur die Form der Bewegung auf größere Distanzen weiterpflanzt, während die Teilchen selbst nur geringe Ortsveränderungen erleiden. Ein auf dem Wasser schwimmender Gegenstand, etwa eine Qualle, wechselt bekanntlich, wenn wir von den Eigenbewegungen des Tieres absehen, nur wenig seine Stelle, die vorbeiziehenden Wellen werfen ihn zwar hin und her, auf und ab, nehmen ihn aber doch nicht mit, es wäre denn eine Strömung im eigentlichen Sinne des Wortes neben der Wellenbewegung vorhanden.



Fig. 31. *Velella spirans Eschz.* (Original.)

Wenn auch das Plankton nicht in dem Maße vom Wellengang beeinflußt wird wie etwa die Fauna und Flora des Litorale, die sich durch robusten, flach ausgebreiteten Körperbau, niedrige, feste Gehäuse den Lebensbedingungen an der Brandungszone anpaßte und durch breite Fußbildungen, kräftige Muskeln oder durch festaufsitzende Wurzelscheiben vor dem Losgerissenwerden zu schützen weiß, so scheint doch auch den meist zart gebauten Planktonten starker Seegang keineswegs förderlich zu sein.

Für das Süßwasserplankton hat Francé nachgewiesen, daß es seine schichtenweise Verteilung bei starkem Wellengang aufgibt und mehrminder gleichmäßig in vertikaler Richtung verbreitet ist oder

sich gar größtenteils in die Tiefe zurückzieht. Auch in der Adria konnte ich bei stark bewegter See kaum einmal Medusen an der Oberfläche beobachten. Sie tauchten aber zuweilen sofort wieder empor, wenn sich die See beruhigt hatte.

Ganz besonders verderblich wird der Wellenschlag den auf dem Wasser treibenden Planktonten, so den Velellen (Fig. 31), die bekanntlich in ihrer Jugend in tieferen Wasserschichten leben. „Das nächste nach ihrem Auftauchen aus dem Wasser einsetzende schlechte Wetter muß sie auch auf offenem Meer vernichten, sobald sich überschlagende Wellen entstehen und die Velellaflöße zum Kentern bringen. Man kann sich leicht überzeugen, daß eine einmal unter Wasser geratene Velella nicht wieder in ihre natürliche Lage zurückkehren kann. Daher die Mengen von bis auf die Luftflasche verwesenden Velellen und Porpiten, denen nach schlechtem Wetter das Schiff oft noch tagelang begegnet.“ (Woltereck.)

An der Küste und in seichteren Binnengewässern werden durch heftige Wellen wohl auch Litoral- bzw. Vadalformen und selbst Grund bewohnende Formen ins freie Wasser entführt und solche tycho- oder pseudoplanktonische Tiere und Pflanzen vermögen wenigstens zeitweilig den Charakter des Planktons nicht unwesentlich zu verändern.

b) Strömungen.

α) Horizontale.

Von größter Bedeutung für die Entfaltung und Verbreitung des Planktons sind endlich die Stromverhältnisse.

In unseren Seen wird die Stärke der Strömung im allgemeinen abhängig sein von der Zahl, Größe und dem Gefälle der Zu- und Abflüsse.

Von der großen Bedeutung der Zu- und Abflußverhältnisse eines Sees geben die Berechnungen Forels über den Genfersee ein anschauliches Bild.

Darnach fließen durch die Rhone jährlich 10000 Millionen Kubikmeter Wasser ab und mit ihnen gehen dem See verloren:

100000	Tonnen	Kohlensäure;
100000	„	oxydierbare organische Substanz;
380	„	Mikroben;
840	„	Mikroorganismen.

Für diese Verluste wird, da sich ja die Lebensbedingungen und das Leben im Genfersee jahraus, jahrein ungefähr gleich bleiben, ein gleichwertiger Ersatz geschaffen, und zwar:

1. Durch die Luft, die dem See Sauerstoff und mit dem Regen aufgelöste organische Stoffe zuführt.

2. Durch Zuflüsse, die ebenfalls aufgelöste und unaufgelöste Stoffe dem See zuführen.

Die jährlich abfließende Wassermasse des Genfersees beträgt ungefähr $^1/_9$ der Totalmasse, und es verbleiben daher die organischen Stoffe höchstens 7—8 Jahre im Kreislauf des Sees, bevor sie in den großen Zyklus der allgemeinen Weltzirkulation zurückkehren. Verallgemeinernd wird sich mit Kofoid aussagen lassen, daß die Planktonproduktion im umgekehrten Verhältnis steht zur Zeit der Wassererneuerung (Kofoids Gesetz), daß sie mithin bei langsamster Erneuerung des Wassers am größten sein wird.

Als geradezu schädlich für die Planktonproduktion müssen die Zuflüsse der Gebirgsseen mit kaltem Wasser und viel suspendierten, mineralischen Bestandteilen betrachtet werden. Ein sprechendes Beispiel dafür ist der schmale Arm des Vierwaldstättersees, der Alpnachersee, der qualitativ und quantitativ ärmer ist als der übrige See.

Die höchste Bedeutung aber erlangt die Stromstärke selbstredend für die Existenz des Planktons aller fließenden Gewässer, des sog. Potamoplanktons, da, wie sich Schröder ausdrückt, „das Gefälle und die Planktonmenge eines fließenden Gewässers einander umgekehrt proportional sind" (Schröders Gesetz).

Da wir heute wissen, daß die Meeresströme vielfach eine eigenartige, für sie typische Planktonfauna und -flora mit sich führen, kann in vielen Fällen auch die Planktonforschung in den Dienst dieses ozeanographischen Arbeitsfeldes mit Erfolg gestellt werden. Aus meinen Untersuchungen der Copepodenausbeute der Valdivia-Expedition scheint hervorzugehen, daß in manchen Fällen eine veränderte Zusammensetzung des Planktons das erste Anzeichen ist, daß das Schiff sich dem Bereich einer anderen Strömung nähert. Allerdings darf nicht verschwiegen werden, daß nach der Kritik, die Cleves Untersuchungen besonders durch Gran erfahren haben, in allen diesen Fällen größte Vorsicht geboten ist. Doch werden uns namentlich in den Polarmeeren, wo durch die ständigen Treibeismassen Oberflächentemperaturen und Salzgehalt einem beständigen Wechsel unterworfen sind, zur Erkennung und Beurteilung eines Meeresstromes und zur Feststellung seiner Herkunft Planktonformen, namentlich die größeren unter ihnen, die Quallen, als „Strömungsweiser" gute Dienste leisten.

Nirgends wird uns die Bedeutung des „πάντα ῥεῖ" der griechischen Philosophen so augenfällig, wie bei der Betrachtung der großen ozeanischen Strömungen. „Das ganze, gewaltige Weltmeer ist in

stetig kreisender Bewegung. Jeder Meerestropfen ist auf ewiger Wanderschaft. Er wandert von Pol zu Pol, durchmißt im Laufe der

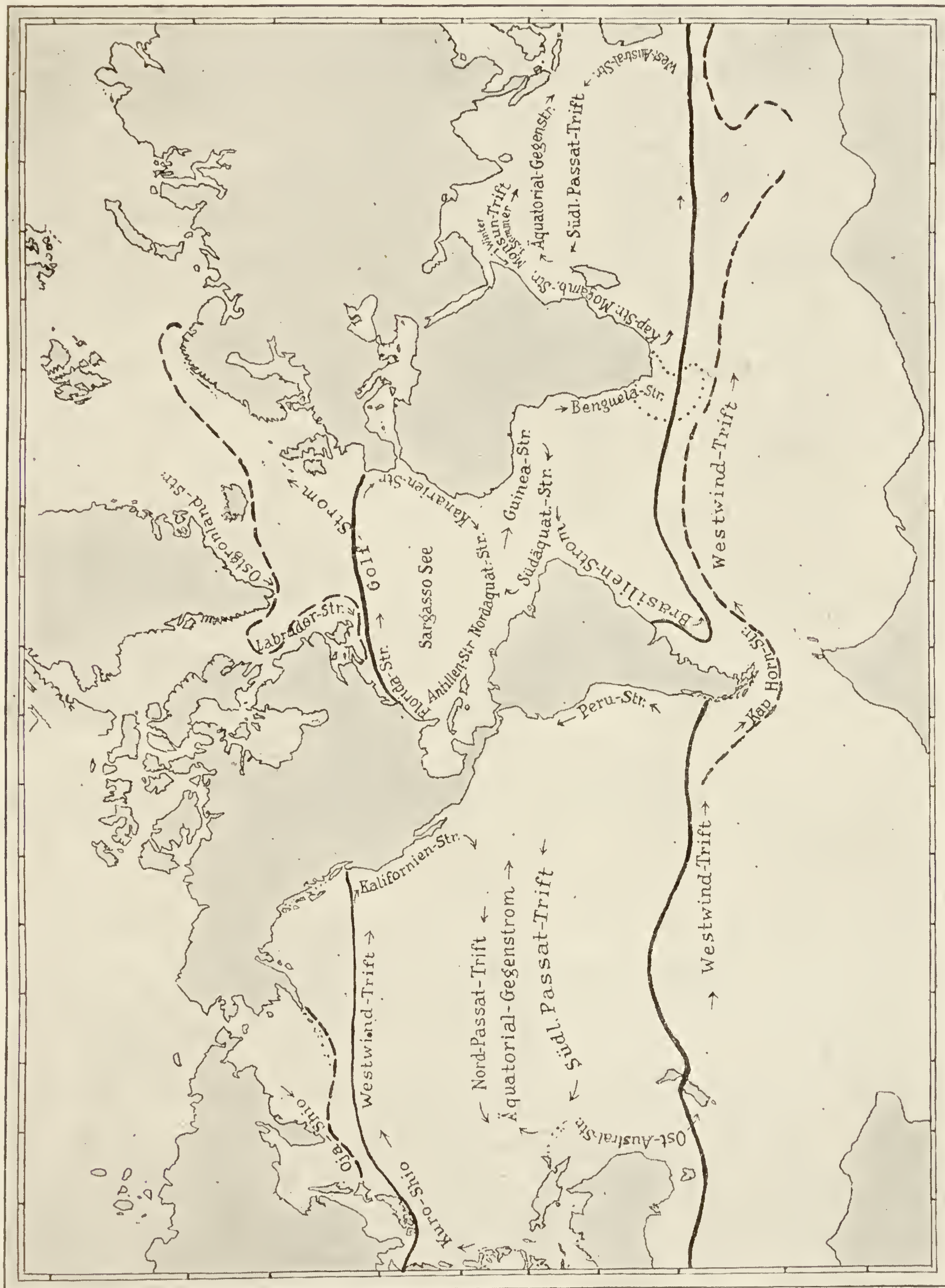


Fig. 32. Die wichtigsten Meeresströmungen und die Hauptregionen des ozeanischen Planktons. (Nach Meisenheimer.)

Zeiten alle Breiten, er sinkt von der warmen Oberfläche hinab in die kalten Tiefen und steigt an anderer Stelle wieder zum Lichte empor.“ (Schleiden.)

Wie die kreisenden Bewegungen der Planeten ist auch der Lauf der wichtigsten Meeresströmungen kreisförmig: wir sprechen daher von Zirkelströmungen und unterscheiden deren in der Hauptsache je zwei im Pazifik und Atlantik, je einen nördlichen und südlichen pazifischen und atlantischen Zirkelstrom, während der Indik nur einen südlichen aufzuweisen hat. Die Bewegung der Strömungen erfolgt in der äquatorialen Zone entgegen der Erdrotation von Osten nach Westen, und zwischen ihnen verläuft der äquatoriale Gegenstrom in entgegengesetzter Richtung. Nördlich vom indischen Gegenstrom streicht die indische Nordäquatorialströmung im Nordwinter als Nordost-Monsun-, im Nordsommer als Südwest-Monsun-Trift. Kalte Polarströme (der Oja Shio und der Labradorstrom) dringen von der Arktis her an die nördlichen Zirkelströme heran, während im Atlantik ein Zweig des Golfstromes der nordeuropäischen Küste entlang läuft und hier weitere kleine Zirkelströme bildet (Fig. 32).

β) Vertikale Strömungen.

Wir müssen endlich noch auf die für das Auge unsichtbaren vertikalen Strömungen (Konvektionsströmungen, Auf- und Abtriebströmungen) hinweisen, von denen man annimmt, daß sie Planktonten ohne oder mit nur schwacher Eigenbewegung, also hauptsächlich Phytoplanktonten, zu passiven, vertikalen Wanderungen veranlassen.

Wie wir besonders durch die Untersuchungen von Schott wissen, gehen südlich und nördlich vom Äquator im Atlantik, der am besten biologisch erforscht ist, die wärmeren vertikalen Oberflächenströme mindestens bis zu 800 m, und erst von 1000 m ab hat der horizontale, kalte, polare Strom freie Bahn gegen den Äquator. Es können mithin selbst an wärmere Temperaturen gebundene Organismen bis in die Tiefsee zu größeren Tiefen sich verbreiten, und doch kann ihnen der Eintritt in die Tiefsee der polaren Gebiete unmöglich gemacht sein — ein Umstand, der für die Verbreitung des Haliplanktons von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist.

In den vertikalen Strömungen liegen endlich Faktoren vor, welche auch, wie später noch genauer ausgeführt werden soll, einen außerordentlich großen Einfluß auf die Planktonquantität des Meeres ausüben. Aufsteigende Strömungen führen regelmäßig zu einer großen Planktonvermehrung; absteigende sind in einzelnen Spezialfällen als Ursache der Planktonarmut nachzuweisen, wie auch für den geringen Planktongehalt der stromstillen Gebiete, z. B. der Sargassosee, als in hohem Grade mitverantwortlich zu betrachten.

c) Gezeiten.

Unter Gezeiten oder Tiden versteht man das periodische und regelmäßige, auf kosmischen Einflüssen beruhende Steigen und Sinken des Wasserspiegels der Ozeane. Binnen eines Zeitabschnittes von 12 Stunden und 25 Minuten beobachten wir ein allmähliches Steigen des Wassers (Flut), dem dann nach einer kurzen Pause ein langsames Fallen des Wassers folgt (Ebbe). In den Binnenmeeren sind die Niveauschwankungen viel geringer als in den offenen Ozeanen und auch bisweilen unregelmäßiger.

Der Planktongehalt des Meeres ist wenigstens in Landnähe nicht unabhängig von den Gezeiten, worauf schon 1897 auf Grund quantitativer Planktonstudien Watanabe in Misaki und Krämer in Apia aufmerksam machten. Krämer fand:

bei Ebbe	bei Flut		bei Ebbe	bei Flut	
0,35 ccm	0,24 ccm	Plankton	0,47 ccm	0,27 ccm	Plankton
0,41 „	0,26 „	„	0,75 „	0,6 „	„

Wir ersehen daraus, daß der Planktonreichtum bei Ebbe größer ist als bei Flut.

Das gilt auch im speziellen für die planktonischen Meeresbakterien, denn Fischer findet, daß zur Flutzeit, in welcher eine größere Menge von Wasser mit geringerem Keimgehalt in die Nähe des Landes gebracht wird, der Keimgehalt des Wassers niedriger ist als zur Zeit der Ebbe. Auch das Potamoplankton wird an den Flußmündungen durch die Gezeiten beeinflußt und zwar in durchaus demselben Sinne.

II.
Meteorologische Einflüsse.

Auch von meteorologischen Einflüssen ist das Plankton direkt oder doch indirekt abhängig. Wir haben zunächst an die herrschenden Winde zu denken. Da, wie wir bereits wiederholt betonten, vor allem ruhiges Wasser für das Gedeihen des Planktons notwendig ist, werden regelmäßigen, mehrminder starken Winden ausgesetzte Gebiete ärmer an Plankton sein als solche, die sich im Windschatten befinden. Winde zerreißen den zarten Algenschleier (Wasserblüte), der zuweilen die Oberfläche der Seen und Teiche bedeckt, wie man dies besonders deutlich an der Blaualge *Clathrocystis* (Fig. 33) sehen kann. „Sowie Wind aufkommt, wird sie zuerst zu schmalen Streifen „aufgerollt“, bei stärkerem Winde verschwinden diese, und man sieht sie nun im



Fig. 33. *Clathrocystis aeruginosa* (*Kütz.*) *Henfr.* (Nach Kirchner aus Wille.)

Wasser in den oberflächlichsten Schichten verteilt“ (Apstein). Auch die zonare Verteilung wird durch Wind und Sturm beeinflußt, zum Teil ganz aufgehoben. „Bei starkem Sturmwind findet auch bei Nacht eine gleiche Verteilung des Limnoplanktons statt, wie unter ähnlichen Wetterumständen bei Tage.“ (Francé.)

In eigenartiger Weise wird das Phytoplankton des Zürichersees von den Winden beeinflußt. Pfenniger war überrascht von den innigen Beziehungen, die zwischen dem Auftreten des Föhn und dem Erscheinen der Oszillatorien in den Filteranlagen der Stadt Zürich herrschen.

Ein Gartenbesitzer in Innsbruck beobachtete, daß die grüne Wasserblüte in einem Bassin verschwindet, d. h. in die Tiefe absinkt, sobald föhniges Wetter einsetzt. Derartige Phytoplanktonten wären somit in gewissem Sinne „Wetterpflanzen“.

In gleicher Weise wie im Süßwasser wird auch im Meere die vertikale Ausbreitung der Planktonten durch Winde beeinflußt. Lo Bianco fand beispielsweise den Pluteus einer *Arbacia* im Neapler Golf bei Windstille schon wenige Zentimeter unter der Oberfläche bis in 4—5 m Tiefe; bei von Süd-Ost leicht bewegtem Meer aber sammeln sich diese Echinodermenlarven in Tiefen bis zu 25 m an. Nach Günther sinken auch pelagische Fische bei Sturm alsbald in die Tiefe.

Ein schönes Beispiel des Zusammenhanges typischer Winde mit dem Auftreten gewisser Planktonformen liefert uns die nördliche Adria. Wenn während der kühleren Jahreszeit im Golf von Triest die Bora von den Karsthöhen niederbraust und das Oberflächenwasser des Golfes gewissermaßen vor sich hertreibt, scheint am Grunde des Golfes eine von der Seeseite kommende Gegenströmung sich den Küsten zu nähern; denn sobald sich der Sturm gelegt und die See sich beruhigt, pflegen im Hafen sofort Medusen in Mengen aufzutauchen, die man oft seit Wochen und Monaten nicht mehr im Golf gesehen. Eine ähnliche Beobachtung machten Römer und Schaudinn in den Sunden West-Spitzbergens, wo sie ein orkanartiger Süd-Ost mehrere Tage festhielt. An den Küstenstädten sind es dann namentlich die ruhigen, versteckten Hafenwinkel, in denen sich nach einem Sturm die prächtigsten Quallen und Salpen in ganzen Scharen anstauen — in unwürdiger Gesellschaft des ekelhaften, treibenden Hafenmistes.

In ähnlichem unharmonischen Verein treten uns die schönsten und reinsten Produkte der „künstlerisch schaffenden Natur“ und die minder schönen menschlicher Kulturarbeit in den sogenannten Tierströmen oder Zoocorrenten allenthalben an unseren Küsten entgegen.

Pettersson und C. Vogt haben zuerst auf die biologische Bedeutung dieser Erscheinung und den Wert der Zoocorrenten für den Planktonforscher aufmerksam gemacht, und in anziehender Form weiß sie uns Haeckel zu schildern.

„Die pelagischen Tiere und Pflanzen erscheinen in diesen Zoocorrenten so massenhaft angehäuft und so dicht gedrängt, wie etwa die menschliche Bevölkerung in den belebtesten Straßen einer großen Handelsstadt. Millionen und Abermillionen kleiner Geschöpfe aus allen . . . Gruppen planktonischer Organismen wimmeln bunt durcheinander und gewähren ein Schauspiel, von dessen Reiz man sich nur durch eigene Anschauung eine Vorstellung verschaffen kann. Schöpft man aufs Geratewohl mit dem Wasserglase eine Portion aus diesem bunten Gewimmel heraus, so ist nicht selten „die größere Hälfte des im Glase enthaltenen Gemenges (eines wirklichen lebenden Tierbreies) von Tiervolumen, die kleinere von Wasservolumen eingenommen.“ Schon von weitem sind diese „wimmelnden Seetierstraßen“ gewöhnlich an der spiegelglatten Beschaffenheit kenntlich, welche die Meeresoberfläche hier zeigt, während sie dicht daneben mehr oder weniger gekräuselt ist. Oft kann man einen solchen „öligen Tierstrom“, der gewöhnlich eine Breite von 5—10 m besitzt, weiter als einen Kilometer verfolgen, ohne eine Abnahme des dichten Tiergewimmels in demselben wahrzunehmen, während zu beiden Seiten desselben, rechts und links, das Meer fast leer ist, oder nur einzelne versprengte Nachzügler aufweist.“

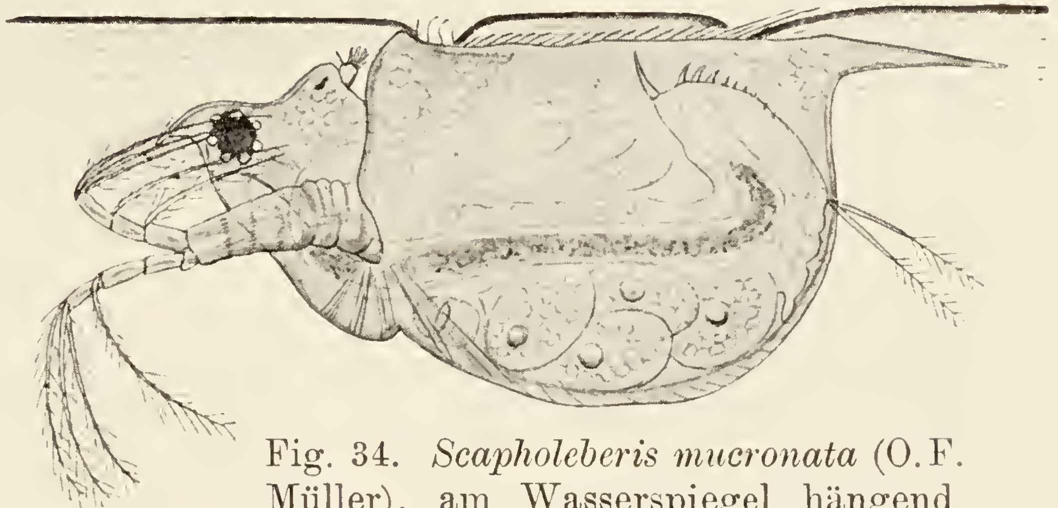


Fig. 34. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller), am Wasserspiegel hängend. (Nach einer Skizze von Scourfield.)

Alle Planktonten, deren Vorkommen auf die oberflächlichsten Wasserschichten beschränkt ist, sind in ihrer Verbreitung als passive Wanderer von den herrschenden Winden und Strömungen abhängig. Als Repräsentanten dieser eigenartigen „Oberflächenfauna“ (Burckhardt) des Süßwassers nennen wir das Cladocerengenus *Scapholeberis* (Fig. 34) und als typische marine Vertreter die Velellen (Fig. 31) oder Segelquallen, die „Segler bei dem Winde“, und die Physalien (Fig. 35), die Galeerenquallen oder die „spanischen Vordemwinde“ der Seeleute. Nur mit Segel ausgestattet, doch ohne Steuer und genügende Eigen-

bewegung, sind diese zarten Gebilde ganz dem Winde preisgegeben und von Stürmen an Land geworfen, erscheinen die Küsten von ihren Leichen mit kilometerlangen, blauen Streifen umsäumt.

Der ungünstige Einfluß heftiger Gewitter auf gewisse Planktonten geht aus den Zuchtversuchen Knörrichs mit Daphnien hervor, die alsbald in jenen Aquarien eingingen, in denen nicht Algen sich in Vegetation befanden. Das Absterben der Daphnien nahm um so größere Dimensionen an, je schwüler und höher die Temperatur vor oder während des Gewitters war. Diese Schädigungen der Mikrofauna wurden wohl durch eintretenden Sauerstoffmangel verursacht. Die bei Gewittern herrschende hohe elektrische Spannung bewirkt offenbar eine Überführung des im Wasser gelösten Sauerstoffs in feste chemische Bindung (Bildung von Wasserstoffsuperoxyd und von Nitriten), eine Anschauung, die sich auf die Versuche von Berg und Knauthe stützt, aber nicht ohne Widerspruch geblieben ist. (Euler.)

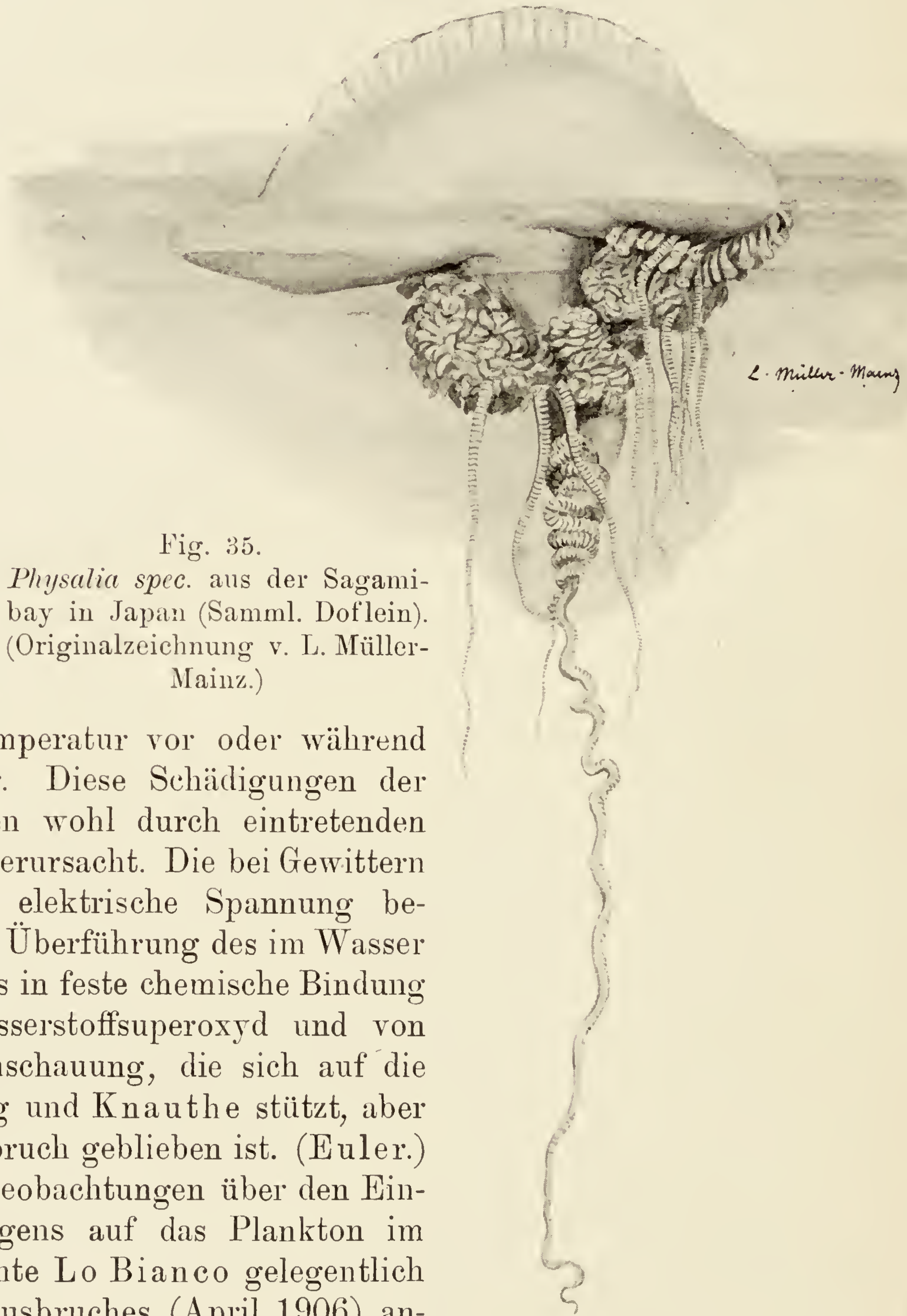


Fig. 35.
Physalia spec. aus der Sagamibay in Japan (Samml. Doflein). (Originalzeichnung v. L. Müller-Mainz.)

Interessante Beobachtungen über den Einfluß des Aschenregens auf das Plankton im Neapler Golfe konnte Lo Bianco gelegentlich des letzten Vesuvausbruches (April 1906) anstellen. Die während des Aschenregens herrschende Dunkelheit veranlaßte Planktonten und selbst Benthosformen zunächst zu einem Aufstieg in höhere Wasserschichten, so daß man an der Oberfläche am Tage Formen sehen konnte, die sonst nur zur Nachtzeit in diesen Schichten gefangen werden. Der auf das Meer niederfallende Aschenregen verursachte

alsbald ein Massensterben; namentlich die höheren, oberen und mittleren Schichten waren ganz ohne Leben, während sich das Planktonnetz, sobald es über den Grund hinweggezogen wurde, alsbald mit sterbenden oder schon abgestorbenen Planktonten füllte. Ohne Zweifel ist die gefährliche Wirkung der vulkanischen Asche auf die Planktonten hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, eine mechanische. Wohl können sich fast alle zarteren Formen gegen mechanische Insulte durch reichlichere Schleimsekretion einige Zeit schützen; allein bei dem langanhaltenden Aschenregen verursachte die Schleimsekretion nur eine Verklebung der in immer größerer Menge auf den Körper auffallenden Ascheteilchen. Die erwähnten Planktonten sahen wie im Rauch geschwärzt aus und begannen infolge des durch die Asche erhöhten spezifischen Gewichtes langsam abzusinken, um am Meeresgrunde zu sterben; dasselbe Schicksal ereilte schließlich auch die Crustaceen, die wegen der großen Mengen der verschluckten Asche ebenfalls absanken.

Zugleich mit der Vernichtung des Planktons konnte auch ein Verschwinden der direkt oder indirekt an das Plankton gebundenen Fische (Sardinen, Sardellen, Makrelen) im Neapler Golf konstatiert werden. Erst gegen Ende Mai, als sich das vom Aschenregen schokoladebraun verfärbte Wasser geklärt und das Plankton erneuert hatte, stellten sich auch die erwähnten Fische und mit ihnen die Delphine im Neapler Golf wieder ein.

Kapitel III.

Methodik der Planktonforschung.

1. Fangapparate für qualitative Planktonforschung.

Während, wie wir eingangs schon erwähnten, Joh. Müller beim Beginn seiner Planktonstudien seine Untersuchungsobjekte durch mühevolle „mikroskopische Untersuchung des eingebrachten Seewassers“ erlangte, besteht gegenwärtig der Planktonfang im wesentlichen in einem Filtrationsprozeß, durch welchen das im freien Wasser verhältnismäßig schütter verteilte Plankton auf einen kleinen Raum konzentriert wird. Dieser Zweck kann in zweierlei Weise erreicht werden.

1. Entweder findet die Trennung des Planktons von der flüssigen Materie, in der es suspendiert ist, schon innerhalb des Wassers statt, was durch Fischen mit besonders konstruierten Planktonnetzen bewerkstelligt wird, oder

2. es wird ein beliebig großes Wasserquantum aus der gewünschten Tiefe mit dem in ihm enthaltenen Plankton aufgebracht und die Filtration erst später besorgt. Wenn es sich dabei nur um oberflächliche Wasserschichten handelt, kann das Wasser nach dem Vorschlage Apsteins einfach mit einem Gefäße geschöpft und sodann in irgendeiner Weise filtriert werden. Zur Erlangung des Wassers aus tieferen Schichten bedient man sich entweder größerer Gefäße, die das Wasser in der gewünschten Tiefe einlassen, oder in neuerer Zeit der Pumpen.

Die Zahl der Apparate, die zur Erlangung des Planktons nach der einen oder anderen Methode im Laufe der Zeit ersonnen wurden, ist eine so große, die Verbesserungen, die an diesem oder jenem Apparat später angebracht wurden, sind so mannigfacher Art, daß es uns zu weit führen würde, alle Konstruktionen hier ausführlich zu beschreiben. Die Konstruktion eines Universalfangapparates, mit dem das gesamte Plankton eines Gebietes gesammelt werden könnte, wie es besonders für eine exakte, quantitative Planktonforschung erwünscht wäre, wird wohl schon wegen der so gewaltigen Größenunterschiede der einzelnen Planktonten und wegen der so verschiedenen Dichte ihrer Verteilung im Wasser, sowie endlich wegen der an verschiedenen Lokalitäten so wechselnden Komposition des Planktons kaum je gelingen.

Das einfachste der Planktonnetze, mit dessen Beschreibung wir beginnen wollen, stellt einen Beutel aus feinem Stoff dar, der, an einem Metallring wie ein Insektennetz befestigt, entweder an einer Stange oder an einer Leine durch das Wasser gezogen wird. Es entspricht diese horizontale Fischerei an der Wasseroberfläche der schon in der Einleitung erwähnten alten, unrichtigen Anschauung, daß der „Auftrieb“ oder „pelagische Mudder“ lediglich an der Oberfläche vorkomme, und erst später wurde in schiefer Richtung und endlich auch in vertikaler Richtung aus größeren Tiefen gefischt.

Als Netzzeug verwendet man heute fast allgemein das feine, seidene Müllergazegewebe, wie es in Mühlen zum Trennen des feinsten Mehles im Gebrauch ist. Es kommt in verschiedenen, nach Nr. 00 bis 20 unterschiedenen Maschenweiten in den Handel. Die Wahl der Nr. hängt von der Größe der Planktonten ab, die man fischen will (Fig. 36).

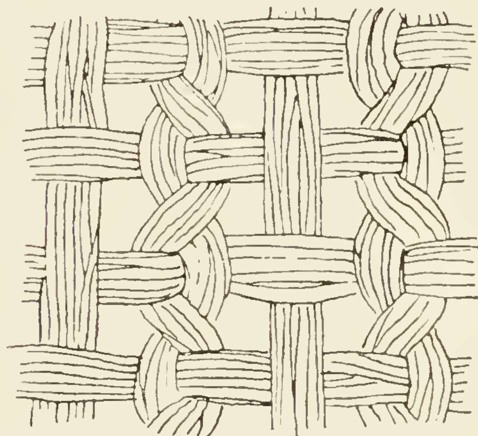


Fig. 36. Müllergaze Nr. 20. (Nach Lohmann.)

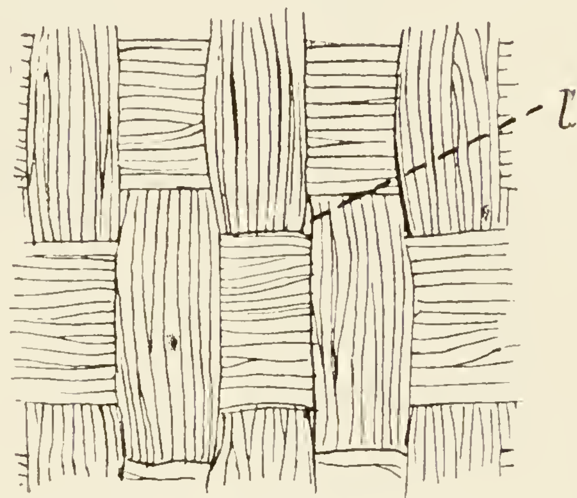


Fig. 37. Dichter Seidentaffet zum Filtrieren von Meerwasser (in gleicher Vergrößerung wie Fig. 36 und 57). (Nach Lohmann.)
l Lücken im Gewebe.

Als sehr fest und dicht empfiehlt Lohmann einen schweren, teueren Seidentaffet, der, wie ein Vergleich der beiden, bei gleich starker Vergrößerung gezeichneten Figuren (36 und 37) lehrt, fast gar keine Lücken im Gewebe aufweist und sich daher zur Filtration des „Mikroplankton“, also der kleinsten Planktonten, sehr gut eignet. Für weniger minuziöse Fischerei und größere Netze kann auch ein Wollgewebe, Baumwollkaliko, Kongreß- oder Vorhangstoff oder sog. Käsetuch (nach Heincke ein kräftiges, lockeres Leinengewebe, das in der Landwirtschaft zur Trennung des weißen Quarkkäses von den flüssigen Teilen der Milch gebraucht wird) in Verwendung kommen, das man dann aber bei der marinen Planktonfischerei mit Vorteil vorher mit irgendeinem der bei der Marine üblichen Konservierungsmittel (Eintauchen in eine Abkochung von Eichenlohe) imprägniert. Der teuere Müllergazestoff findet dann nur bei dem sogenannten Eimer Verwendung.

Die Form des Netzbeutels ist gewöhnlich eine konische. Bei der Konstruktion des Netzbeutels hat man sich nach Apsteins Angaben zunächst ein Muster, einen „Schnitt“ aus Papier zu entwerfen.

„Vervollständige ich den abgestumpften Kegel (Fig. 38 a) und bezeichne mit x die Mantelhöhe der ergänzten Spitze, so verhält sich $x : x + i = r : R$; daraus folgt $x = \frac{r\,i}{R - r}$.

Denken wir uns den Kegelmantel aufgerollt (Fig. 38 b), so muß sich der Umfang des Kreises, den ich mit dem Radius $x\,(= 2 x \pi)$ schlagen kann, zu $2 r \pi$ verhalten wie $360^0 : \alpha$; also $\frac{2\,x\,\pi}{2\,r\,\pi} = \frac{360}{\alpha}$; daraus folgt: $\alpha = \frac{360 \cdot r}{x}$."

Bei den von Hensen und Apstein konstruierten quantitativen Planktonnetzen beträgt

1. für das kleine Netz:
$R = 12{,}5$ cm, $r = 2$ cm, $i = 40$ cm, $x = 7{,}619$ cm, $\alpha = 94{,}5^0$,
2. für das mittlere Netz:
$R = 20$ cm, $r = 3$ cm, $i = 100$ cm, $x = 17{,}65$ cm, $\alpha = 61{,}2^0$.

Die Größen der Netze für die qualitative Fischerei richten sich nach den Objekten, die gefangen werden sollen. Der Botaniker wird sich mit den kleinsten Modellen begnügen können, kleinere, gedrängt vorkommende Zooplanktonten mit geringer Eigenbewegung werden geringere Netzdimensionen erfordern als große und nur spärlich vorhandene Planktontiere, wie etwa große Quallen und Salpen, oder solche, die durch wenige rasche Bewegungen flüchten können, wie manche Copepoden und Jungfische.

Bei dem von der deutschen Tiefsee-

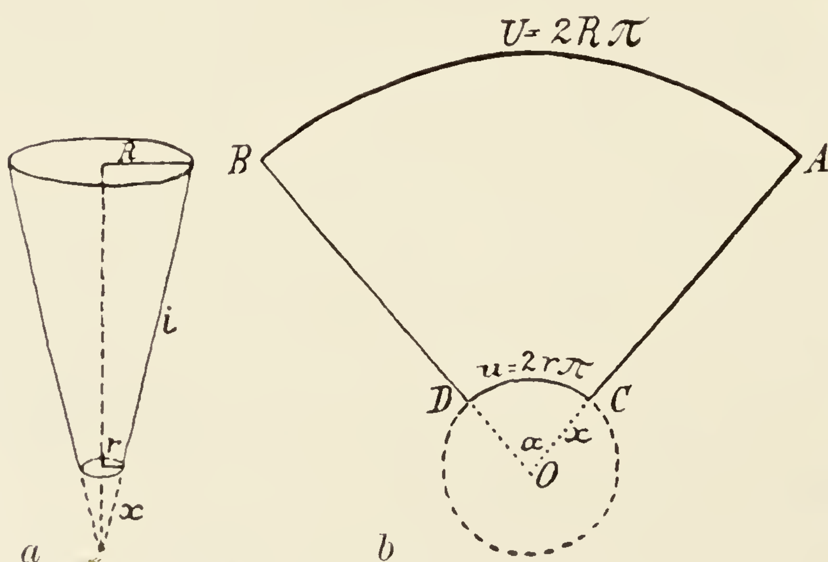


Fig. 38. Muster zur Anfertigung eines Planktonnetzes. (Nach Apstein.)

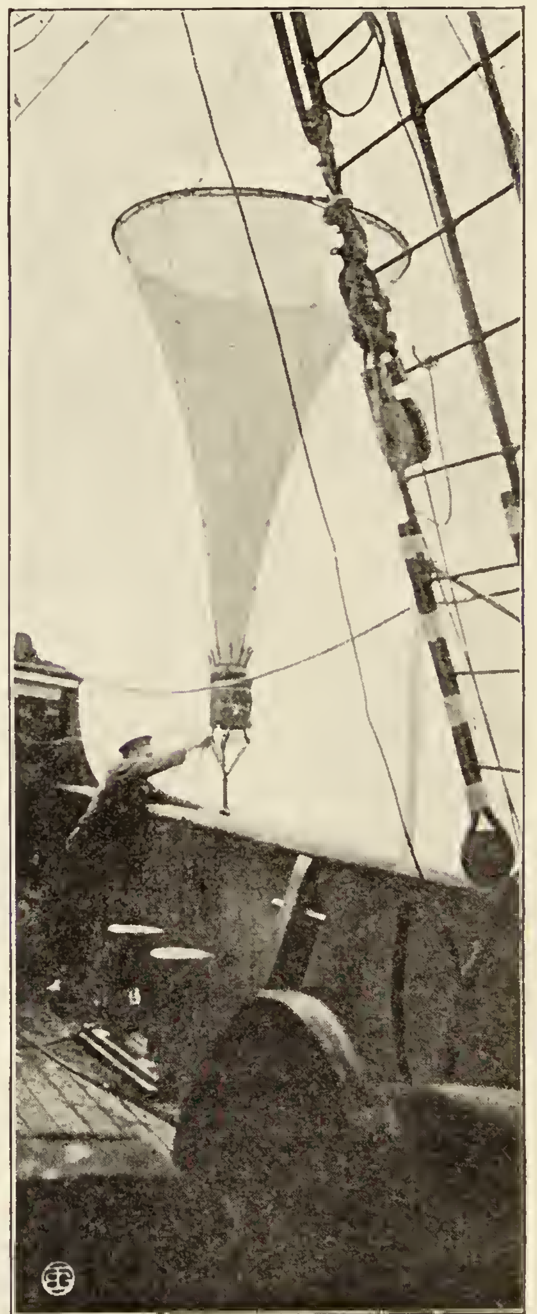


Fig. 39. Vertikalnetz nach Chun. (phot. F. Winter.)

Expedition benutzten Vertikalnetz (Fig. 39) betrug die Länge des Netzbeutels ungefähr 4 m. Es ist vorteilhaft, den Netzbeutel zum Schutze

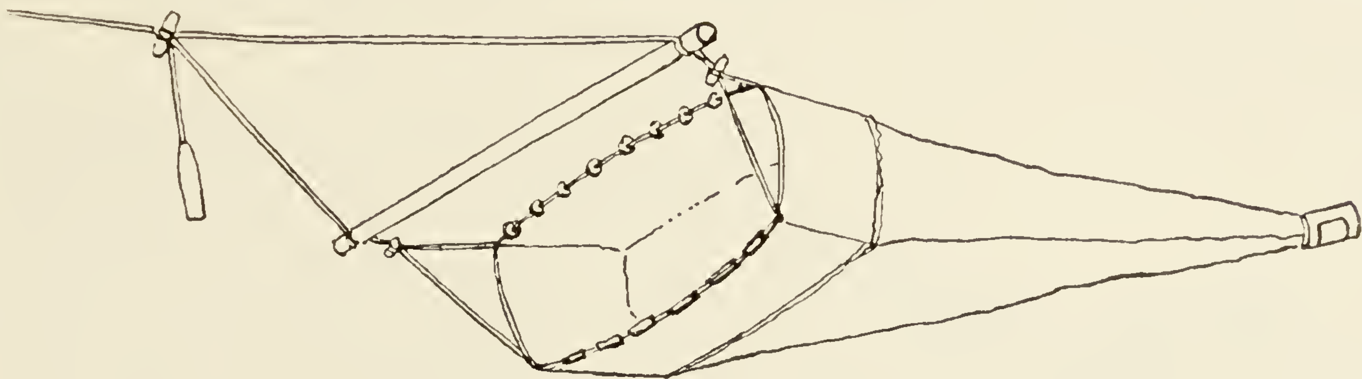


Fig. 40 a. Triester Planktongrippo nach Cori. (Original.)

mit einem Überzug aus einem derberen, weitmaschigen Netzzeug zu versehen und außerdem ist der Eimer durch einige Schnüre mit dem Ring der oberen Netzöffnung zu verbinden.

Nach Art eines Grundnetzes (grippo) ist der von Cori beschriebene Planktongrippo (Fig. 40a, b) konstruiert.

Dieser Planktongrippo erinnert in seinem Bau an die von Monaco schon 1887 erfundene Oberflächenkurre (Fig. 41), die ebenfalls einem Grundnetz, dem „ottertrawl", nachgebildet ist. Sie dient hauptsächlich zum Fange aller größeren Planktonformen der oberflächlichen Meeresschichten, die mit den anderen gebräuchlichen Netzen entweder gar nicht oder nicht in genügender Menge erbeutet werden können.

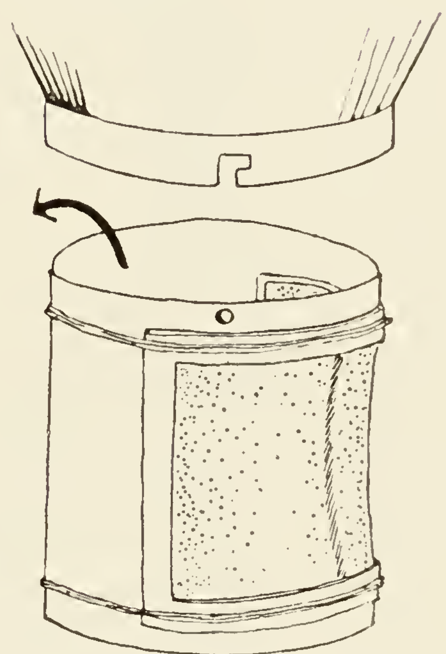


Fig. 40 b. Netzeimer mit Bajonettverschluß nach Cori. (Original.)
Der Pfeil deutet an, auf welcher Seite der Fang in das Sammelglas geschüttet wird.

In etwas verbesserter Form und in riesigen Dimensionen hergestellt, dient dieses Netz als „neues Helgoländer Obertrawl" oder „Dreischerbretternetz" (Fig. 42) gegenwärtig der deutschen wissenschaftlichen Kommission für die internationale Meeresforschung zum Fange von größeren Larven

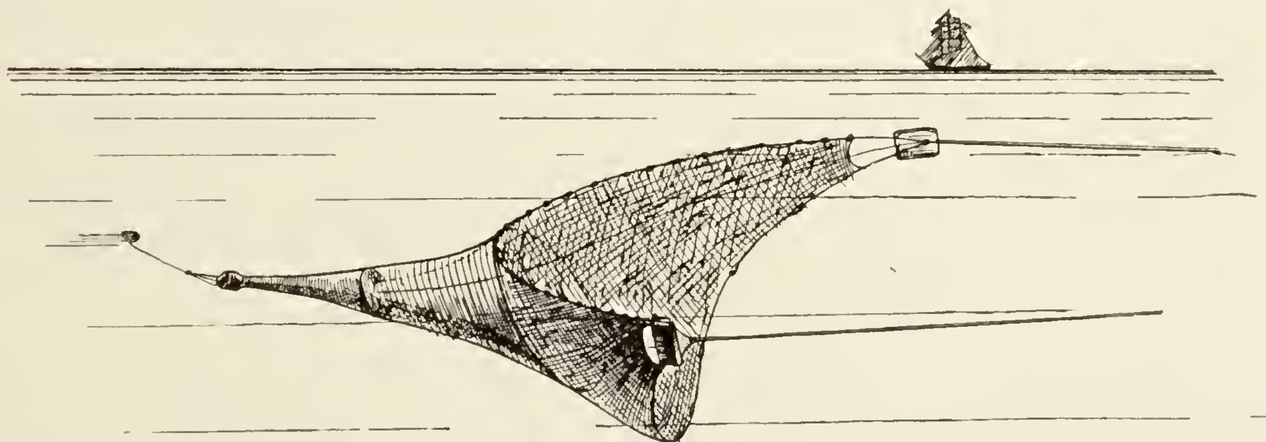


Fig. 41. Oberflächenkurre. (Nach Monaco.)

und kleinen Jungfischen im freien Wasser. „Es ist ein 34 m langer, konisch zulaufender Netzbeutel von Hanfgarn, mit vorderer dreieckiger

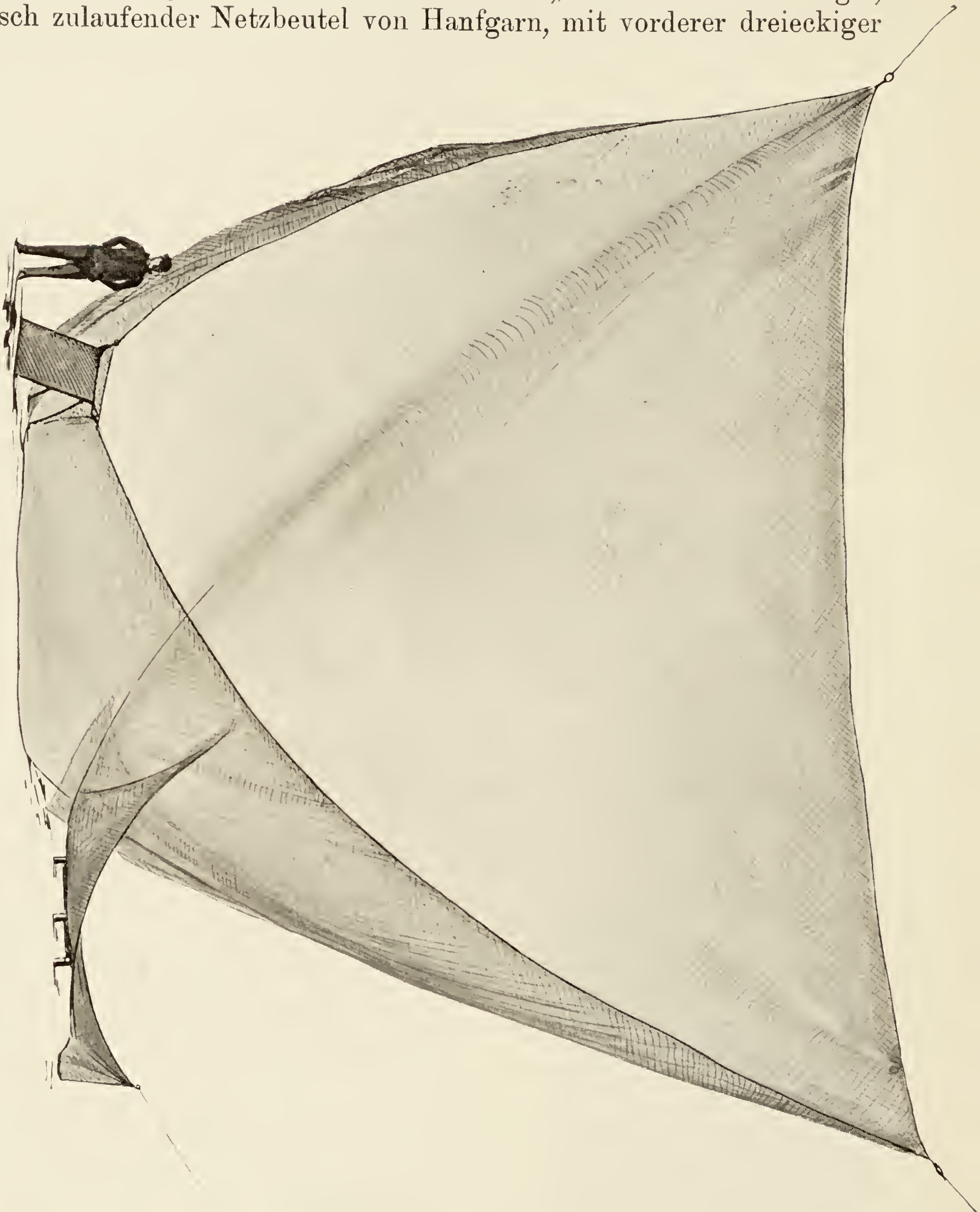


Fig. 42. Helgoländer Dreischerbretternetz oder Obertrawl. (Nach Heincke.)
Die vordere dreieckige Öffnung von je 15 m Seitenlänge und rund 100 qm Öffnungsfläche ist aufgespannt. An dem unteren Winkel des Dreiecks ist das untere Scherbrett befestigt. An den oberen Ecken sieht man je 2 Kauschen zur Befestigung an den oberen beiden Scherbrettern.

Mündung, jede Dreieckseite 15 m lang mit einer Gesamteingangsfläche von rund 100 Quadratmetern. Die Maschen sind vorn am Eingang 80 mm weit und verkleinern sich ganz allmählich bis auf 5 mm im Steert des Netzes.

Zum Einsammeln der über dem Boden schwebenden Planktonten

wurden sog. „Schlittennetze“ konstruiert, die auf Kufen oder Rädergestellen angebracht, etwa $^1/_3$—1 m über dem Boden hinweg fischen. Solche Netze wurden u. a. von Hensen und Aurivillius angewendet.

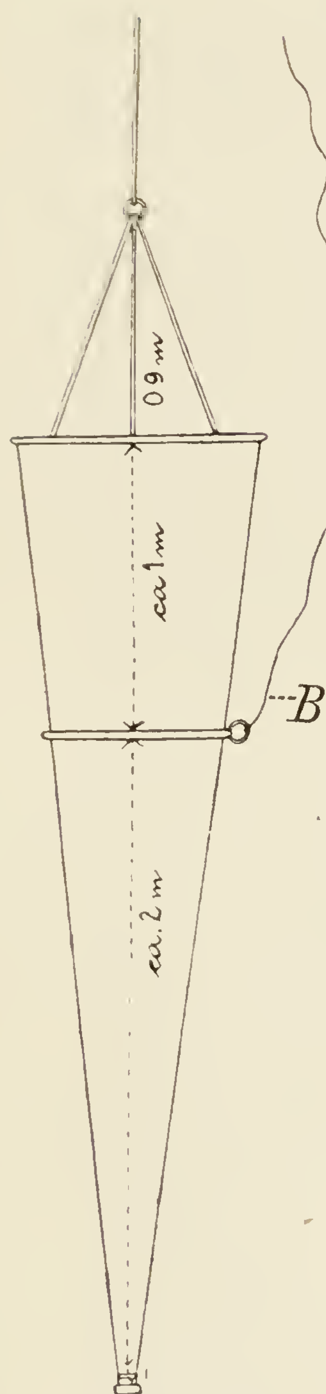


Fig. 43. Helgoländer Brutnetz. (Nach Heincke.)

An der Oberfläche treibendes „Makroplankton“ (also Quallen, Salpen, Jungfische u. dgl.) wird bei der Zartheit der Objekte am besten in weithalsige Gefäße geschöpft. Aber auch dabei zerreißen besonders zarte Formen, wie *Eucharis,* leicht, wenn man nicht sehr vorsichtig zu Werke geht. Werden die Tiere in tieferem Wasser gesehen, so erzeugt man erst an der Oberfläche einen Wirbel, der sie langsam an die Oberfläche bringt, von wo aus sie dann leicht in das Sammelglas geschöpft werden können.

In vielen Fällen ist es wünschenswert, Plankton nur aus einer bestimmten Tiefe zu erhalten. Es müssen dann Netze konstruiert werden, die geschlossen in die gewünschte Tiefe versenkt werden, sich dort öffnen

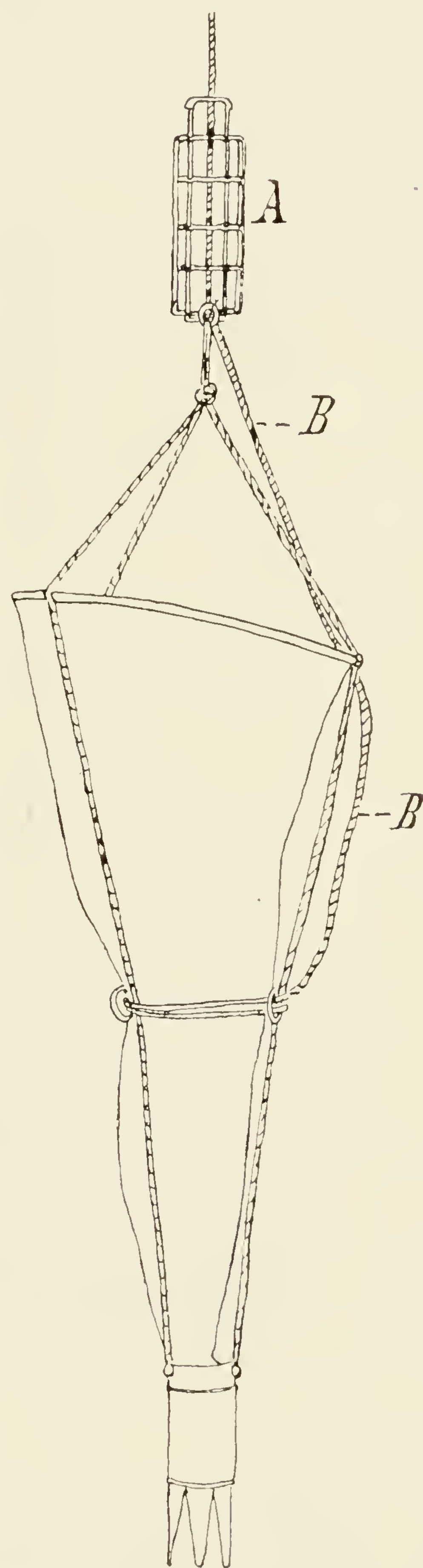


Fig. 45. Schließnetz nach Marsh. (N. Marsh.)
B Zugleine, *A* Auslösevorrichtung.

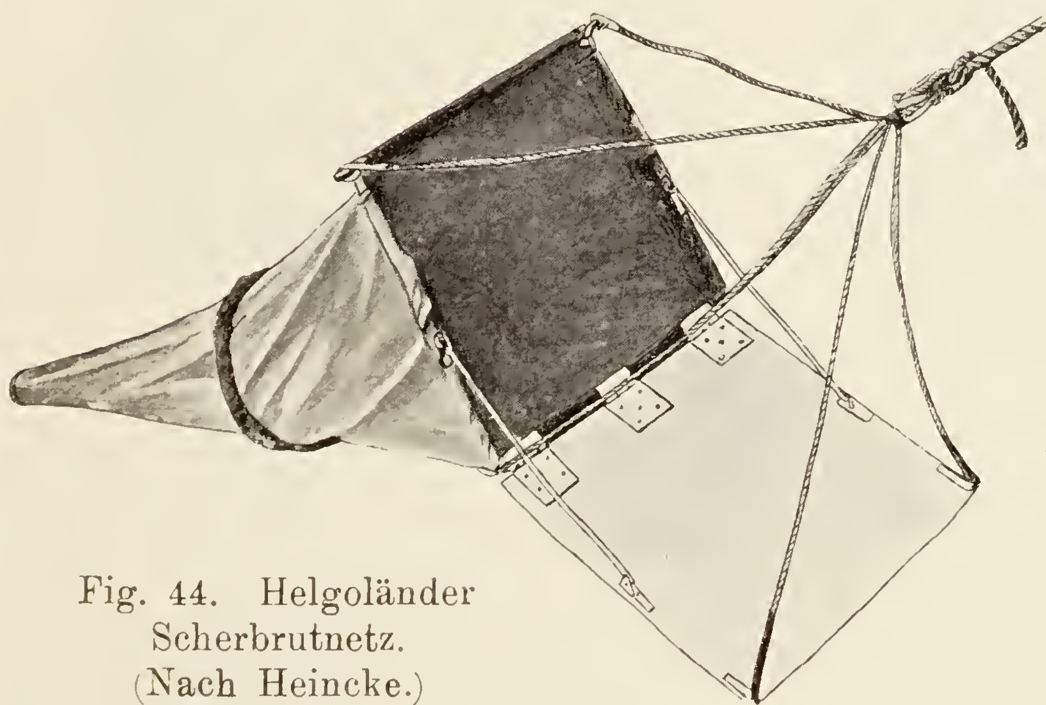
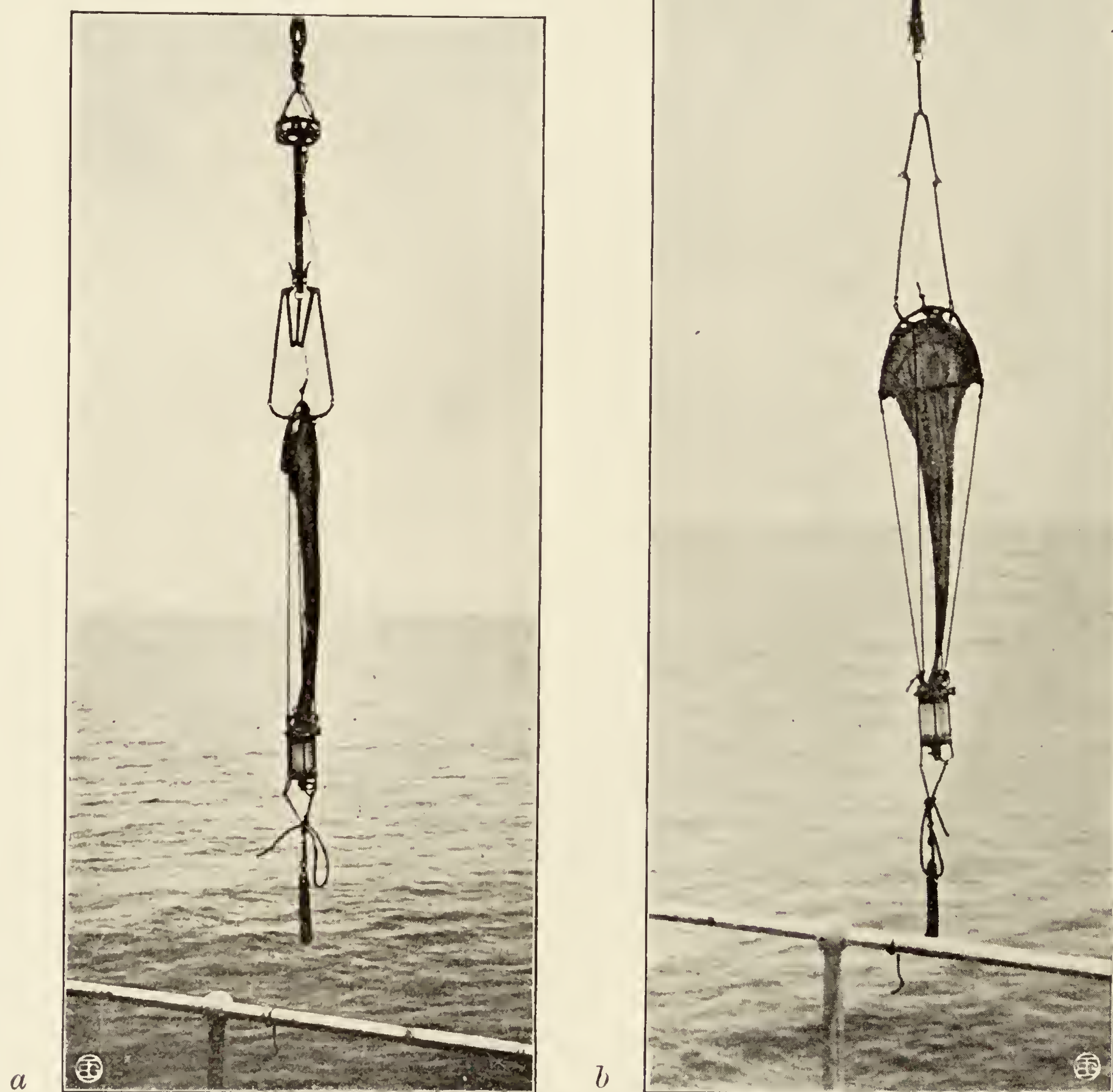


Fig. 44. Helgoländer Scherbrutnetz. (Nach Heincke.)

und fischen und sodann wieder geschlossen aufgebracht werden können („Schließnetz“).

Schließnetze einfachster Art sind z. B. die sogenannten Helgoländer Brutnetze (Fig. 43 und 44). Der Verschluß der Netze erfolgt hier durch Anziehen einer in der Netzmitte befestigten Leine (*B*), wodurch der vordere und hintere Teil des



a *b*

Fig. 46. Petersens vertikales Schließnetz. (Nach Chun.)
a vor dem Hinablassen, *b* nach dem Aufkommen.

Netzes einfach absinken. Bei dem alten „Tannernetz“ und dem Schließnetz von Marsh (Fig. 45) wird beim Aufholen nach beendetem Fang durch Anziehen der Leine (*B*) der hintere Netzabschnitt, in dem sich das Plankton befindet, zugeschnürt.

Weit verläßlicher arbeiten die Schließnetze neuerer Konstruktion,

so z. B. jenes, das bei der deutschen Tiefsee-Expedition in Verwendung war (Fig. 46). Es wird geschlossen in die Tiefe versenkt; beim Emporziehen klappt die Netzöffnung auf und nun kann eine bestimmte Zeit vertikal aufwärts gefischt werden, bis sich das Netz wieder schließt. Als Auslösevorrichtung fungiert ein Propeller, der, während er beim Aufziehen rotiert, nacheinander bestimmte Teile des Aufhängeapparates freigibt.

Bei dem Fallschließnetz (Fig. 47) besorgt ein an der Zugleine hinabgelassenes Fallgewicht das Zusammenklappen der Netzöffnung, ebenso sind beim Courtinen-Schließnetz (Fig. 48) Fallgewichte in Verwendung. Bei letzterem wird aber der Netzverschluß durch Niedergehen eines Vorhanges bewerkstelligt.

Bisweilen will man auch bei voller Fahrt Plankton fischen. Dann kann einerseits das zeitraubende Stoppen des Schiffes

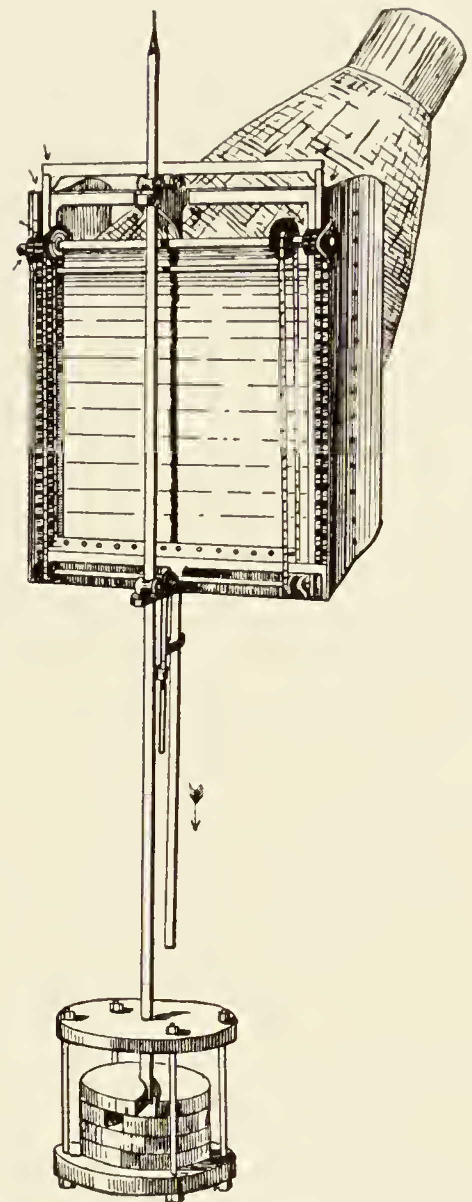


Fig. 48. Monacos horizontal fischendes Courtinen-Schließnetz. (Nach Monaco-Marenzeller.
Geschlossen, absinkend. Das Öffnen geschieht im nächsten Augenblick, sobald die Stange (↓) den Hemmungspuffer erreicht.

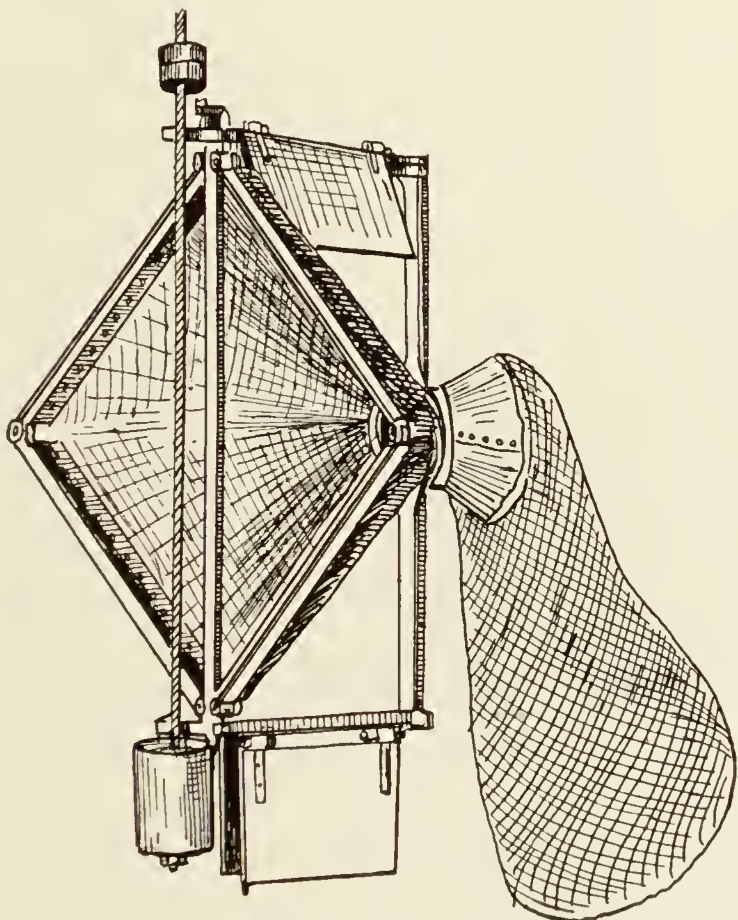


Fig. 47. Fallschließnetz nach Giesbrecht-Richard. (Nach Richard.)

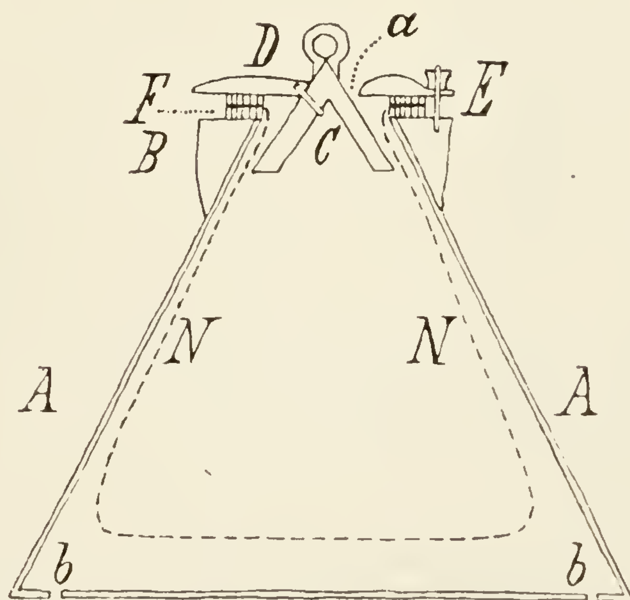


Fig. 49. Korbnetz, Längsschnitt. (Nach Hensen.)

unterbleiben, andererseits auch dem einzelnen Biologen auf einem Passagierdampfer Gelegenheit zu Planktonbeobachtungen auf Seereisen gegeben sein. Mit denselben Netzen kann auch in raschfließenden Strömen nach dem sogenannten Potamoplankton gesucht werden. Diesen Zwecken dienen z. B. das Korbnetz (Fig. 49) und das Netz von Borgert (Fig. 50). Bei derartigen Netzen muß die Einströmungsöffnung möglichst klein sein, die filtrierende Oberfläche möglichst groß.

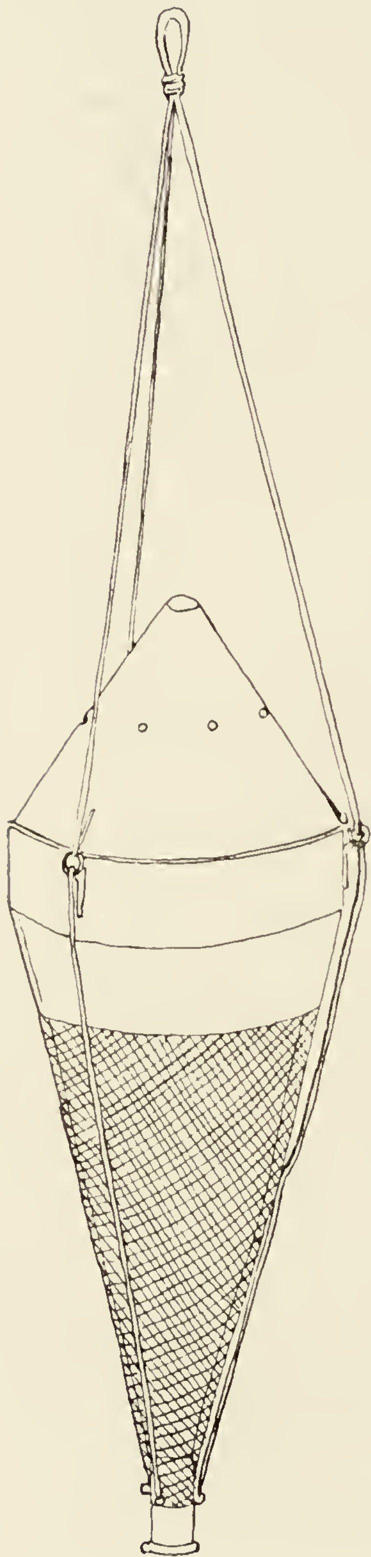


Fig. 50. Borgerts Netz. (N. Borgert.) Zum Fischen von Plankton bei voller Fahrt.

Wie wir eingangs erwähnten, ist die Planktonfischerei auch noch in der Weise möglich, daß wir ein bestimmtes Wasserquantum mit dem darin befindlichen Plankton von der Oberfläche oder aus der Tiefe uns verschaffen und die Filtration erst später besorgen.

Bei dieser Art von Planktonfischerei bedienen wir uns entweder einfacher Flaschen (Fig. 51) oder der Planktonpumpe.

Es ist selbstverständlich, daß bei dem Fang mittels Flaschen nur minimale Planktonquantitäten gesammelt werden können und daß der Fang aller größeren, auch nahezu aller mit lebhafter Eigenbewegung ausgestatteten Organismen ausgeschlossen erscheint. Immerhin kann diese Methode dem Phytoplanktologen, überhaupt denen, die sich mit dem Studium der kleinsten Planktonten befassen, wegen ihrer Einfachheit gute Dienste leisten.

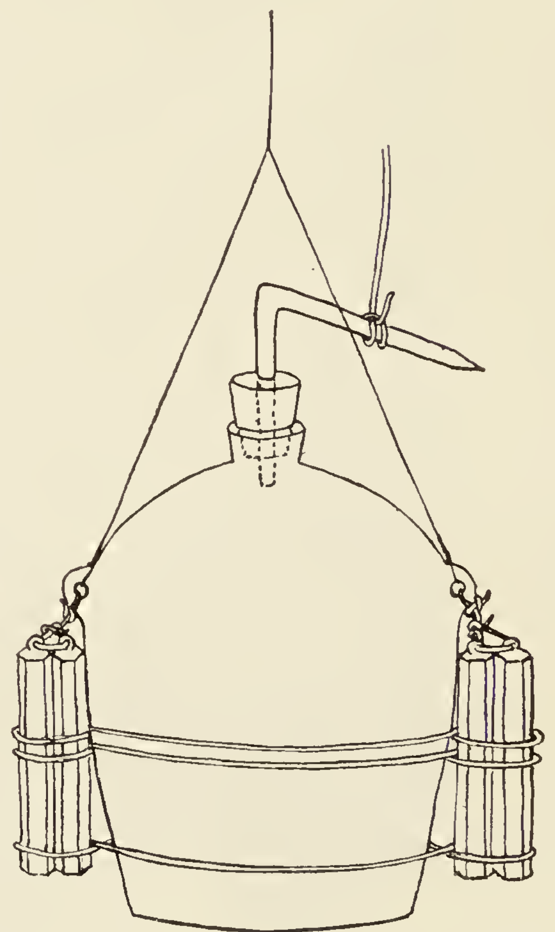


Fig. 51. Planktonfanggefäß. (Nach Peck und Harrington.)

Je deutlicher die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt hatten, daß bei der Fischerei mit Planktonnetzen aus Gazestoff immer noch ein recht erheblicher, bisweilen sogar bedeutender Teil kleinerer Planktonformen verloren geht, um so fühlbarer machte sich der Mangel eines Apparates, der

den Fang auch der kleinsten Planktonten aus jeder gewünschten Tiefe ermöglicht; solche Apparate nun sind die Wasserschöpfer (Fig. 52); der Übelstand, daß auch hier nur verhältnismäßig geringe Wasserquantitäten erlangt werden können, wird durch den verhältnismäßigen Individuenreichtum und die gleichmäßige Verteilung dieser kleinsten Planktonten aufgehoben. Doch hat Kofoid den Peterssonschen Wasserschöpfer nun so umgebaut, daß mit ihm jetzt 20 Liter aus beliebiger Tiefe gesammelt werden können; das darin suspendierte Plankton wird durch sorgfältige Filtration gewonnen. Beliebig große, für die nachträgliche Filtration bestimmte Wassermengen können durch Planktonpumpen geliefert werden; allerdings ist mit der Pumpmethode alles Plankton etwa unterhalb 100 m Tiefe unerreichbar.

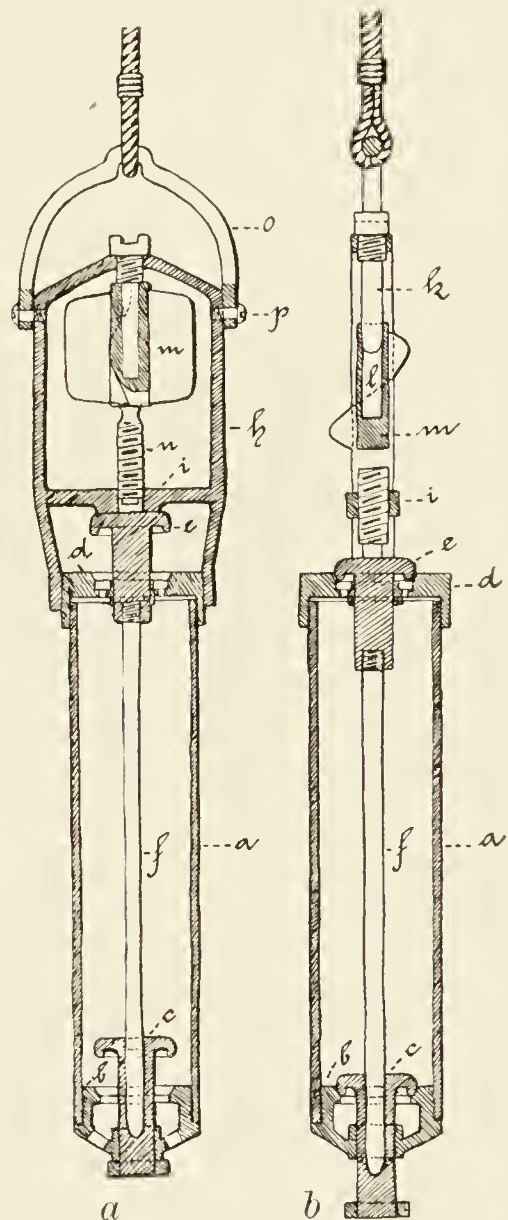


Fig. 52. Apparat zur Wasserentnahme für bakteriologische Zwecke. (Nach Fischer.)
a beim Hinablassen, *b* beim Aufholen.

Die Pumpmethode wurde im Jahre 1897 gleichzeitig von Frenzel in Deutschland (Müggelsee) und Kofoid in Nordamerika (Illinoisfluß) eingeführt, nachdem allerdings schon viel früher Forel einen Apparat (Pompe) beschrieben hatte, mit dem man aus bestimmbaren Tiefen Wasser samt seinen Bewohnern heraufholen kann.

Lohmann benutzte für seine vor Syrakus unternommenen Planktonuntersuchungen eine Flügelpumpe (Fig. 53), die nebst einer drehbaren Holzwinde an einem kräftigen Holzgestelle montiert ist. Pumpe und Winde sind durch eine eiserne Übertragungsstange so miteinander verbunden, daß eine Umdrehung der Winde zwei Bewegungen der Pumpe hervorruft. Über die Winde läuft aber das Tau, welches das untere Schlauchende hebt und senkt. Es wird also durch die Drehung der Kurbel gleichzeitig die Hebung des unteren Schlauchendes und das Auspumpen des Wassers aus dem oberen Schlauchende besorgt, und beide Funktionen werden mit stets einander gleicher Intensität vollzogen.

Wir haben bereits bei Besprechung der Fischerei mit Netzen erwähnt, daß es in manchen Fällen vorteilhaft ist, auch bei voller Fahrt Plankton zu sammeln. Dies ist nun auch mit Hilfe der Pump-

methode möglich, und zwar bedient man sich dabei am besten der Schiffspumpe selbst.

Das Seewasser wird auf unseren Dampfern von einer ziemlich tief unter dem Wasserspiegel gelegenen, gegen das Eindringen von

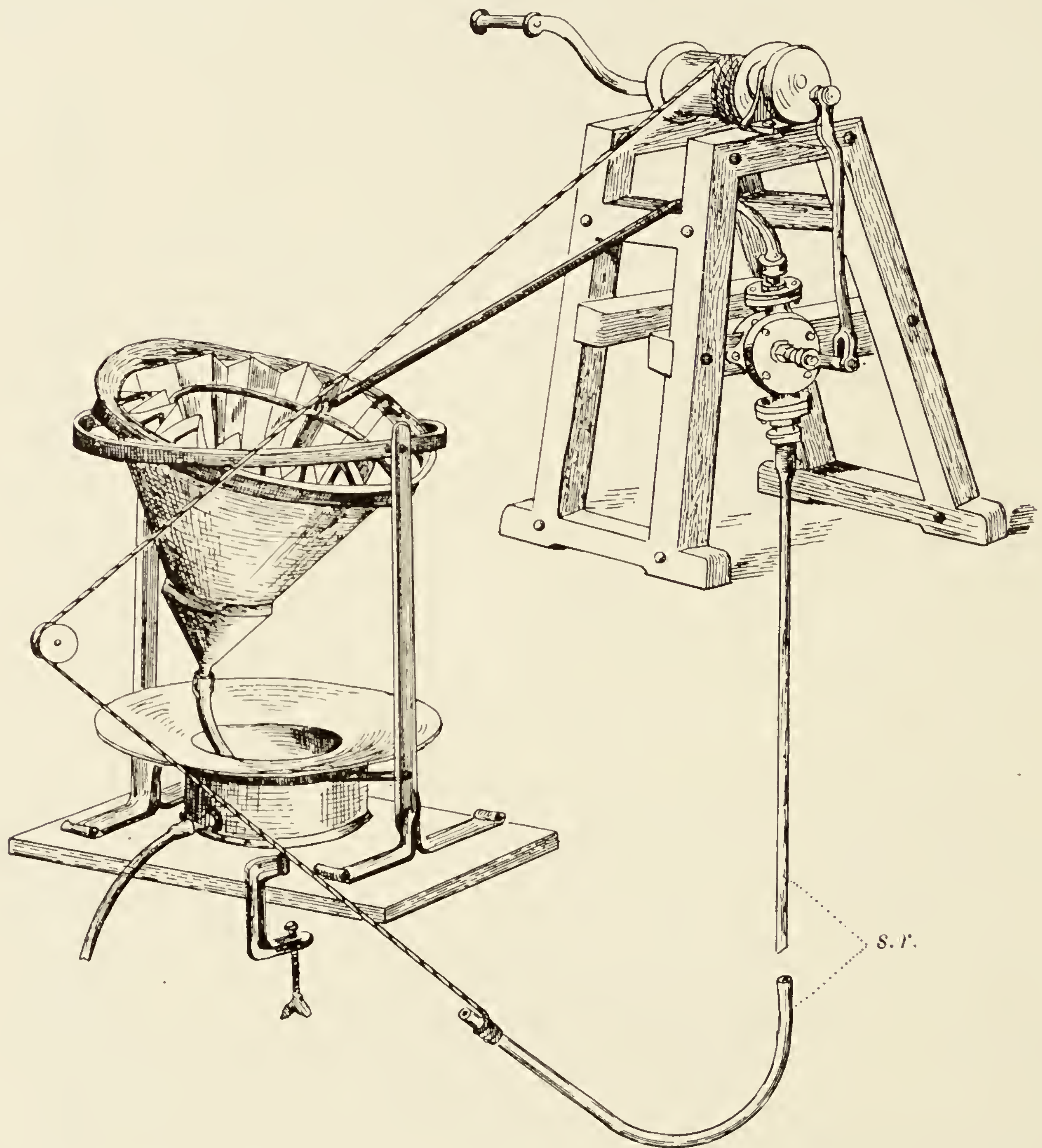


Fig. 53. Planktonpumpe und -filter nach Lohmann. (Nach Lohmann.)
Rechts oben ein Holzgestell, welches die Flügelpumpe und die Winde trägt. Beide werden durch eine Kurbel in Tätigkeit gesetzt. Durch den Schlauch *s. r.* wird das Wasser aus dem Meere aufgepumpt. Das Schlauchende wird durch ein Tau gehalten, das um die Winde läuft. Je nach der Drehungsrichtung der Kurbel kann das Schlauchende im Wasser gehoben oder gesenkt werden. Links unten Trichtereinrichtung zum Filtrieren größerer Wassermengen im Boot oder an Bord eines Schiffes. Der Trichter, in einem Eisengestell cardanisch aufgehängt, zeigt nach innen vorspringende Stäbe zum Stützen des Faltenfilters. Ein Metallring, der auf das Filter gelegt wird, schützt es vor dem Winde. Das untere Ende des Trichters ist mit Blei beschwert.

Tangen usw. entsprechend geschützten Öffnung am Schiffsrumpf gewöhnlich in einen unter der Kommandobrücke postierten Tank auf-

gepumpt, von dem Rohrleitungen auf Deck, in die Badekammern usw. abgehen. An die Hähne der Auslaufröhre können dann Beutel aus Müllergazestoff befestigt werden, und wenn der Hahn geöffnet ist, kann dann das Seewasser beliebig lange, sofern nur die Maschinen in Gang sind, filtriert werden.

Handelt es sich darum, in kurzer Zeit möglichst viel Plankton „aufzusammeln", so können wir bei nächtlicher Horizontalfischerei die besten Erfolge erzielen, indem wir uns den Phototropismus des Planktons zunutze machen und das Plankton, das sich ohnehin zur Nachtzeit hauptsächlich an der Oberfläche ansammelt, noch durch künstliches Licht in unsere Apparate locken.

Diese eigenartige Planktonfischerei wurde schon mehrfach betrieben, so von Monaco und Agassiz und kürzlich auch von Doflein. Als Lichtquelle dienten entweder elektrisches Licht oder eine gewöhnliche Lampe oder Laterne, die in einer Glasglocke etwa 1 m unter Wasser getaucht werden konnte, wobei ein langer Kamin aus Metall die Luftzufuhr besorgte. Nachdem, schreibt Doflein in seiner „Ostasienfahrt", die Lampe versenkt war, begann alsbald „ein unbeschreibliches Gewimmel von Tieren sie zu umschwirren. In ganzen Wolken schwebten die winzigen Organismen aus den dunklen Gründen herauf und umtanzten die ungewohnte Lichtquelle . . ."

2. Fangapparate für quantitative Planktonforschung.

Die quantitative Planktonforschung hat die Aufgabe, die in einem bestimmten Volumen Wasser vorhandene Planktonmenge zahlenmäßig festzustellen, und versucht auf diesem Wege statistischer Forschung die verschiedensten Probleme der Planktonbiologie in exakterer Weise zu lösen, als es ohne diese quantitativen Fangmethoden möglich wäre.

Wir können, wollen wir z. B. den Planktongehalt eines Teiches, Sees oder gar Meeresabschnittes zahlenmäßig feststellen, selbstverständlich nicht das ganze in Betracht kommende Gebiet ausfischen, sondern wir werden uns auf Stichproben zu beschränken haben und gehen dabei von der Annahme aus, daß das Plankton so weit gleichmäßig verteilt ist, um aus diesen Stichproben auf das gesamte Plankton schließen zu können. Sehr gewissenhaft durchgeführte Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß Hensens, des Begründers der quantitativen Planktonforschung, Voraussetzung einer annähernd gleichmäßigen Planktonverteilung den Tatsachen vollkommen entspricht.

Die zweite Voraussetzung, von der Hensen ausging, war die, daß durch seine quantitativen Fangapparate auch tatsächlich das Plankton

zum größten Teile wirklich gefischt werden könne. Diese Voraussetzung ist, wie wir heute wissen, nicht ganz richtig gewesen: wir besitzen noch keinen Apparat, mit dem das gesamte, in einem bestimmten Wasservolumen schwebende Plankton, von den größten Formen bis hinab zu den kleinsten Bakterien, vollzählig auf einmal gesammelt werden könnte, und Hensen war vorsichtig genug, die mit seinen noch unzureichenden Mitteln gefundenen Werte ausdrücklich als Minimalzahlen zu bezeichnen.



Fig. 54.
Hensens großes, quantitatives Netz. (Nach Chun.)

Die quantitative Planktonforschung bediente sich ursprünglich fast ausschließlich der vertikal fischenden Planktonnetze.

Ein Hensensches quantitatives Planktonnetz (Fig. 54) besteht aus folgenden drei Teilen:

1. Dem eigentlichen, filtrierenden Netz aus Müllergaze von der schon früher beschriebenen Gestalt.

2. Dem filtrierenden Eimer mit seinem durch einen Hahn verschließbaren Auslaufrohr.

3. Den oberen Abschluß des ganzen Netzes bildet der konische Aufsatz aus Barchent, der den Zweck hat, die im Verhältnis zur filtrierenden Fläche zu große Einströmungsöffnung des Netzes zu verkleinern.

Die Fischerei mit dem quantitativen Planktonnetz geschieht in der Weise, daß man das Netz zunächst auf der Luvseite in die gewünschte Tiefe genau vertikal hinabläßt und dann mit einer Geschwindigkeit von $^1/_2$ m pro Sekunde wieder vertikal emporzieht. „In tieferen Meeren produzieren die Tiefen so wenig, daß man sich auf die Durchfischung der oberen 200, höchstens 400 m beschränken kann“ (Apstein). Wenn das Netz an der Wasserfläche angelangt ist, hebt man es ganz langsam unter rüttelnder Bewegung heraus, damit die Organismen an den Wänden herabsinken, außerdem bewirft man es von außen mit Wasser, so daß sich schließlich alle Organismen im Eimer angesammelt haben, aus dem sie durch Öffnen des Hahnes

in das Sammelgefäß entleert werden können. Hierauf wird der Hahn geschlossen und das Netz nochmals bis fast an seine Mündung ins Wasser getaucht, wieder wie früher emporgezogen und, nachdem man das Wasser ablaufen gelassen, der eventuelle Planktonrückstand ebenfalls dem Sammelglase einverleibt. Nach dem Fange ist jedesmal auf eine gründliche Reinigung des Netzes (Auswaschen in Süßwasser!) zu achten.

Um die Planktonquantität in verschiedenen Wasserschichten zu studieren, werden vertikale Stufenfänge gemacht; dabei wird immer die ganze Wassersäule bis zu der Tiefe hin, bis zu welcher das Netz hinabgelassen wurde, durchgefischt u. z. in der Weise, daß man in immer größere Tiefen hinabsteigt. Die Differenz zwischen je zwei aufeinander folgenden Stufenfängen gibt dann das Material, welches in dem betreffenden Raumintervall vorhanden ist (s. Fig. 55, *V*).

Natürlich können auch mit einem vertikalen Schließnetz Stufenfänge gemacht werden, die einerseits den Vorteil gegenüber den Stufenfängen mit offenen Netzen bieten, daß nur eine gewünschte Strecke in beliebiger Tiefe abgefischt wird, andererseits aber den Nachteil haben, daß wegen der geringen, in dieser Weise durchfischten Strecke nicht genügend Material, namentlich von größeren, weniger häufigen Planktonten erbeutet werden kann als erwünscht und zur Ermöglichung sicherer, einwandfreier Schlüsse aus solchen Schließnetzfängen nötig wäre (s. Fig. 55, *S*).

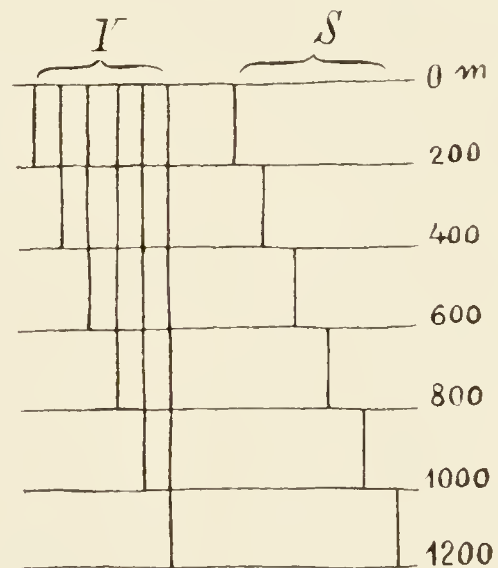


Fig. 55. Die beiden Arten der Vertikalfischerei. (Nach Schütt.)
V Stufenfänge mit offenem Vertikalnetz, *S* Stufenfänge mit Schließnetz.

Theoretisch würde durch einen vertikalen Netzzug das gesamte Plankton aus einer Wassersäule erlangt werden, deren Basis der Größe der Netzöffnung, deren Höhe der Tiefe des Netzzuges entspricht. Tatsächlich ist das aber nicht der Fall, und wir müssen somit zwischen dem in der abgefischten Wassersäule enthaltenen Plankton, dem „Vollplankton“, und einem Bruchteil desselben, den von dieser Summe irgendein Fangapparat erbeutet hat, als „Fangplankton“ unterscheiden (Lohmann). Die Abweichung des Fangplanktons vom Vollplankton wird also ausschließlich durch den Fangverlust bedingt.

Wir haben bereits früher erwähnt, daß das Gazenetz eine erhebliche Menge namentlich der kleineren Planktonten wegen der für sie zu großen Maschenweite durchpassieren läßt.

Andererseits hält aber doch die Müllergaze Nr. 20 viel mehr selbst kleinste Planktonorganismen zurück, als man nach der Weite ihrer Maschen erwarten sollte, da das Fadenwerk nach Lohmann nicht weniger als $^8/_{10}$ der Stückfläche ausmacht, während auf die Löcher nur $^2/_{10}$ kommt. Diese Wirkung wird noch verstärkt durch die Knotung der Fäden, die die Hälfte aller Fadenkreuze außerordentlich geeignet macht, kleinste Organismen festzuhalten.

Der Netzfangverlust hat folgende Ursachen:

1. Kann in planktonreichem Wasser leicht eine Verstopfung des Netzzeuges eintreten, wie das namentlich im Süßwasser vorkommt.

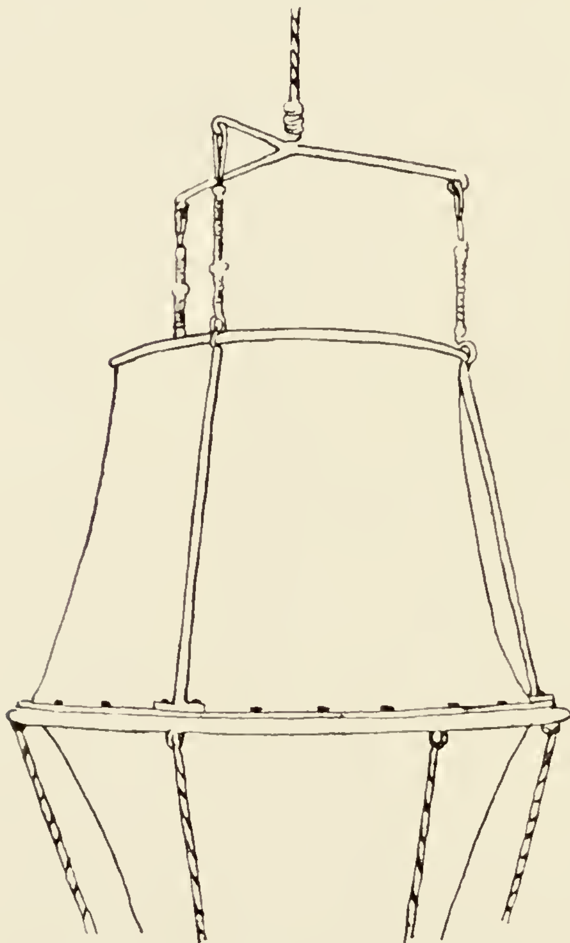


Fig. 56. Aufhängeapparat bei Reighards Planktonnetz. (Nach Reighard.)

2. Ein Teil des gefangenen Planktons bleibt im Fadenwerk des Netzes hängen. Dieser „Abspülverlust“ kommt allerdings nur bei kleinen Fängen zur Wirkung.

3. Formen mit relativ kräftiger Lokomotion entziehen sich dem eintretenden Wasserstrom und werden somit nicht gefangen („Rücktriebfehler“). Dieser Übelstand macht sich nach Fuhrmann auch bei dem von Apstein für Süßwasseruntersuchungen eingeführten Planktonnetz bemerkbar.

Der Einfluß der schwingenden Schnüre könnte einigermaßen herabgesetzt werden, wenn man etwa wie bei dem von Reighard konstruierten Netz (Fig. 56) den Aufhängeapparat in entsprechend veränderter Form aus Metall herstellen würde. Einer erheblichen Vergrößerung des Netzeinganges stellen sich aber andere Schwierigkeiten entgegen, wenn nicht zugleich das ganze Netz unförmlich groß gemacht werden soll. Wir haben hier nämlich den sogenannten Filtrationswiderstand in Rechnung zu ziehen. Die filtrierende Wassermenge (M) ist gleich dem Querschnitt der Einströmungsöffnung des Netzes (Q), multipliziert mit dem Wege (h), respektive der Zeit mal Geschwindigkeit (tv), den das Netz durchläuft; also $M = Qh = Qtv$. Tatsächlich wird indessen wegen des Widerstandes, den das Wasser der Filtration entgegensetzt (C), nur ein Teil der Wassermenge M filtriert, nämlich M_1. Daher is $M = CM_1$ und entsprechend die Planktonmenge $P = CP_1$.

Nach der von Amberg gegebenen Zusammenstellung ist der Filtrationswiderstand abhängig von der Feinheit der Netzgaze, dem

Querschnitt der Netzöffnung, der filtrierenden Fläche, dem Öffnungswinkel des Netzes, der Zuggeschwindigkeit, der Fangtiefe und der Planktonmenge. Je kleiner die Netzöffnung, je größer die filtrierende Oberfläche ist, desto geringer wird der Filtrationswiderstand sein. Leider wird der Verkleinerung der Netzöffnung durch die Größe, Beweglichkeit und den Spürsinn der „fluchtverdächtigen" Planktonten nur zu bald eine Grenze gezogen. Nach Hensen würde der Filtrationswiderstand bei einer Netzöffnung von der Größe eines Zehnpfennigstückes auf Null herabsinken.

Man ging nun daran, den Filtrationswiderstand zahlenmäßig festzustellen, um ihn bei den folgenden Berechnungen als konstanten Faktor berücksichtigen zu können.

In neuester Zeit wird dieser Filtrations- oder Netzkoeffizient (ψ) zumeist experimentell durch Parallelfänge mit Netz und Pumpe festgestellt, wobei das gepumpte Plankton durch feine Filter zurückgehalten wird; er beträgt ungefähr 1,34.

Kommt es darauf an, die Gesamtmenge des vorhandenen Planktons aufzufinden, dann werden wir mit einem Apparate, dem Planktonnetz, nie auskommen, sondern zu weiteren Apparaten greifen müssen, und zwar zu Pumpe, Filter und Zentrifuge. Mit der Pumpe ist es, wie wir wissen, möglich, Plankton aus ganz seichten Gewässern zu erlangen, sowie Wasser bis zu Tiefen von etwa 100 m, vielleicht selbst 200 m an Bord zu pumpen und nachher das Pumpwasser durch dichte Filter zu filtrieren. Die so erlangten Resultate sind, sobald man eine genügende Wassermasse filtriert, weit besser als die der Netzfänge für alle in großer Zahl auftretenden und größeren Formen, werden aber natürlich um so unsicherer, je seltener die Arten sind, weil man schließlich doch im Maximum nur einige 100 Liter filtrieren kann, während das Netz mit Leichtigkeit in kürzester Zeit viele Hunderte durchpassieren läßt. Für größere Tiefen also und für Gebiete mit starken Strömungen, stürmischer Witterung, Brandung usw. wird die Pumpe kaum verwendbar sein, so gut und sicher sich sonst auch ihr arbeiten läßt (Lohmann). Als Filter werden verwendet: ɿr- und Seidentaffetfilter, Armeefilter „System Bruckner" aus orienerde. Auch mit Sedgwick-Rafter-Sandfiltern, Berkefeld-rn, Filtern aus plastischer Kohle, weißgegerbtem Ziegen- und fleder waren Versuche gemacht worden.

Lohmann kam schon vor Jahren auf die Idee, die ungemein ɿn Gehäuse der von den kleinsten Planktonten lebenden Appenlarien als feinste Planktonfallen und -filter zu verwerten.

Die Öffnungen der Gittermembranen nämlich, mit denen diese

Gehäuse ausgestattet sind (Fig. 57), sind um vieles kleiner als die Löcher der Gazenetze (vgl. Fig. 36 und 37!); dazu ist die spaltartige Form der Maschen für unsere Zwecke viel günstiger als die fünfeckige des Gazemaschenwerkes. Bei den Oikopleuren schwankt die Breite der Löcher zwischen 9—46 μ, die Länge zwischen 65,4—127 μ. Der Planktongehalt dieser Appendikulariengehäuse (Fig. 58) kann direkt zu quantitativen Studien ausgewertet werden, denn Lohmann konnte feststellen, daß der Inhalt des Fangapparates annähernd nur den Rückstand von weniger als 100 ccm Wasser repräsentiert.

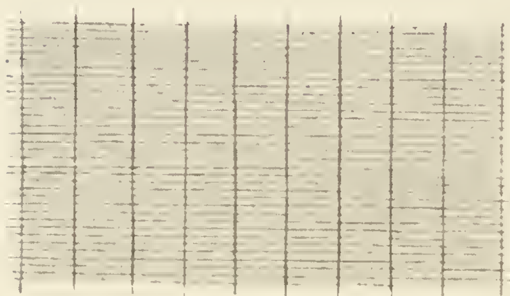


Fig. 57. Gitterwerk der Einströmungsöffnungen eines 8 mm langen Gehäuses von *Oikopleura rufescens Fol.* (Nach Lohmann.)
(In gleicher Vergrößerung wie Fig. 36 und 37!)

Quantitativ verwertbare und zugleich für das ganze Jahr gültige Untersuchungen über das Auftreten der kleinsten Planktonten im Meere wie im Süßwasser ermöglicht endlich das Zentrifugieren von Wasserproben. Während man mittels der Pumpe das Plankton ganzer vertikaler

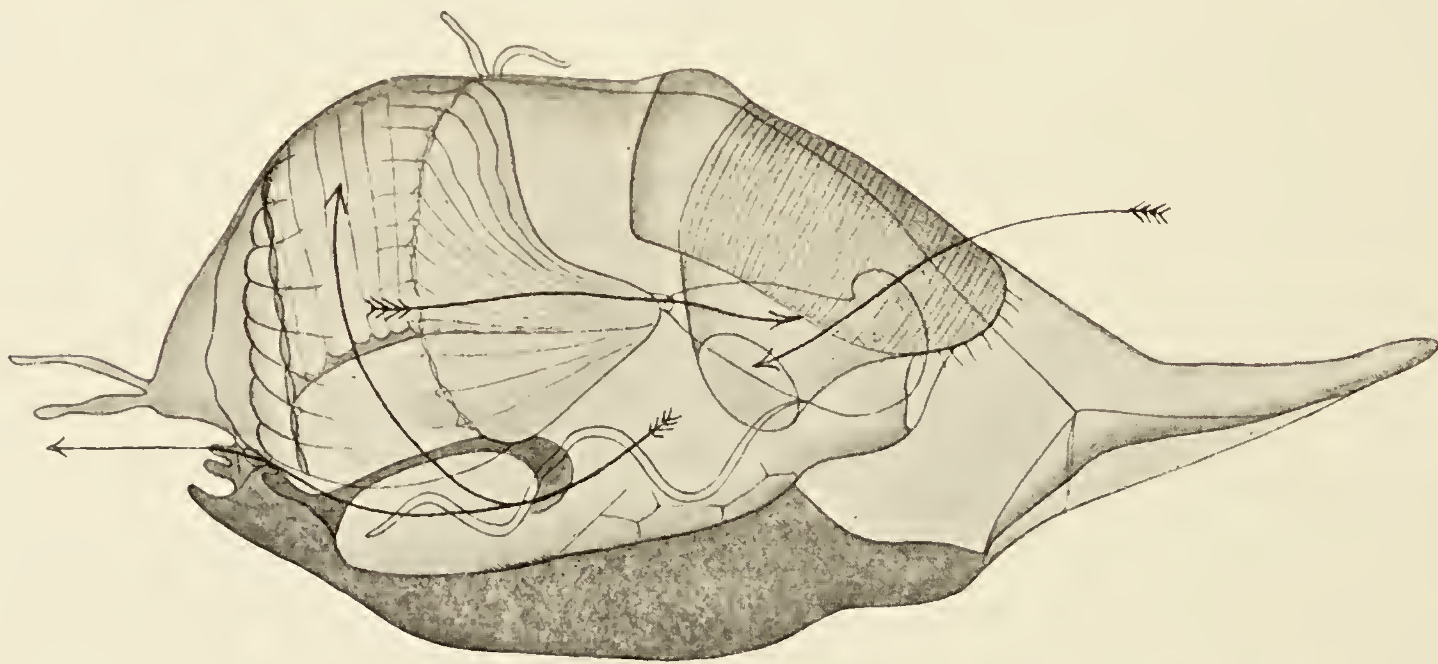


Fig. 58. Seitenansicht eines Gehäuses von *Oikopleura albicans Leuck.* (Nach Lohmann.)
(Die Appendikularie ist in ihrer natürlichen Lage eingezeichnet.) Die Pfeile geben die Hauptbahnen des im Gehäuse zirkulierenden Wassers an:
1. rechter Pfeil: Bahn des eintretenden Wassers. Die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk nach außen abgeschlossen;
2. linker (Doppel-)Pfeil: Bahn des die „Schwanzkammer" durchströmenden Wassers, welches z. T. (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung das Gehäuse als Strahl verläßt und das Gehäuse vorwärts treibt, z. T. (obere Pfeilspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den Fangapparat fließt und hier seiner Schwebkörper beraubt wird;
3. mittlerer Pfeil: Bahn des in den Kiemenkorb der Appendikularie eintretenden Nahrungsstromes.

Wassersäulen erlangen kann, setzt allerdings die Zentrifuge die Entnahme nur einzelner Wasserproben voraus, und mit ihrer Hilfe können

daher nur Stichproben aus den verschiedenen Tiefen einer vertikalen Wassersäule untersucht werden.

Es hat sich nun gezeigt, daß sehr kleine Wasserproben (250 ccm im Mittelmeer, 15 ccm in der Ostsee, 10 ccm im Lunzersee) zur quantitativen Analyse des Planktons in weitem Umfange ausreichen, vorausgesetzt, daß die Zentrifuge nur zur Untersuchung der kleinsten weder durch Müllergaze noch durch Papierfilter in quantitativ brauchbarer Weise fangbaren Organismen verwendet wird.

Im wesentlichen besteht der Unterschied zwischen den Zentrifugen-Stichproben und der Untersuchung der Netz- und Filterfänge nur darin, daß bei den letzteren zunächst der Planktongehalt einer relativ recht großen Wassermasse gesammelt und erst zur Zählung in kleinste Stichproben zerlegt wird, während bei den ersteren die kleinsten Stichproben direkt dem Wasser selbst entnommen werden und sogar noch in lebendem Zustande untersucht werden können.

3. Beobachten, Züchten, Konservieren und Färben des Planktons.

Die großen Fortschritte unserer mikroskopischen Technik verführen den Anfänger nur zu oft zu einer Geringschätzung und Vernachlässigung der Beobachtung des lebenden Objektes. Es kann daher dieses Kapitel nicht besser eingeleitet werden als mit der nachdrücklichen Aufforderung, das Plankton, soweit es nur immer möglich ist, vor allem im lebenden Zustande zu beobachten, zunächst mit freiem Auge, dann in einem Uhrschälchen (mit flachem Boden!) mit einer Stativlupe, und endlich unter dem Mikroskop.

Zur Lupenbeobachtung eignet sich am besten eine Stativlupe mit großer, nicht zu schwacher Linse, die an einem langen, beweglichen Arm befestigt, das Absuchen der ganzen Glasplatte, die den Lupentisch vorstellt, ermöglicht. Der Spiegel darf dementsprechend nicht fixiert, sondern muß frei beweglich sein.

Zur leichteren Untersuchung lebhaft sich bewegender Mikroplanktonten empfiehlt es sich, auf dem Objektträger dem Wasser gelöstes Kirschgummi, Tragantgummi oder dgl. zuzusetzen. Volk empfiehlt noch besonders Quittenschleim bei der Beobachtung von Ciliaten und Rotatorien dem Präparate zuzusetzen.

Für den Anfänger dürfte der Hinweis auf die absolute Notwendigkeit des Zeichnens lebender Planktonten (unter Zuhilfenahme eines Zeichenprismas und mit Angabe der Vergrößerung) nicht überflüssig sein. Trotz der Vollkommenheit der mikrophotographischen Technik, die ja auch in der Planktologie überreichlich Verwendung

findet, scheint mir immer noch eine gute Handzeichnung weitaus wertvoller als die schönste Photographie zu sein, und ihre Anfertigung auch verhältnismäßig weniger — zeitraubend!

Hinderlich für eine längere Beobachtung lebender Planktonten ist bisweilen ihre Vergänglichkeit, doch ist es immerhin möglich, unter gewissen günstigen Umständen das Plankton länger frisch zu erhalten, als man gewöhnlich erwartet, und nicht wenige Planktonten sind minder empfindlich, als man glauben könnte.

Auch ist es möglich, lebendes Plankton bei geeigneter kühler Temperatur weithin zu versenden. Frühzeitiges Absterben der Zooplanktonten hat vielleicht nicht, wie man früher glaubte, darin seine Ursache, daß die freien Schwebewesen in zu engen Gefäßen sich aufhalten müssen, sondern in unzureichender Ernährung. Tatsächlich gelang Ostwald die Zucht der als sehr hinfällig bekannten Hyalodaphnien sogar in ganz kleinen Tuben erst dann, als er sie in geeigneter Weise (mit zerriebenen Plankton-Diatomeen) zu füttern begann. Krätzschmar gibt als passendes Futter der *Anuraea aculeata* die kleine Protococcacee *Kirchneriella lunaris* an. Als noch günstiger erwies sich „besonders für die kurzstacheligen, kleineren Anuraeen eine ähnliche Alge von geringeren Dimensionen, die den Palmellaceen zuzurechnen ist.“ Selbst zu Experimenten[1]) konnten die Tiere benutzt werden. Aber auch andere Momente, wie genügende Durchlüftung, Schutz vor Verunreinigung des Wassers und kontinuierliche Wasserbewegung sind unter Umständen nicht außer acht zu lassen; die große Bedeutung der letzteren scheint zur Genüge aus den neueren Zuchtversuchen mit verschiedenen Planktonten hervorzugehen. In künstlich bewegtem Wasser konnten bisher mit Erfolg Planktondiatomeen (von Karsten), Medusen (von E. T. Brown), Hummerlarven (von Mead) und Jungfische von *Blennius* (von Garstang), *Solea* u. a. (von P. Fabre-Domergue und E. Biétrix) gezüchtet werden. Zur Wasserbewegung verwendete Karsten eine an einem Kinostatenuhrwerk befestigte Tonscherbe, die im Ver-

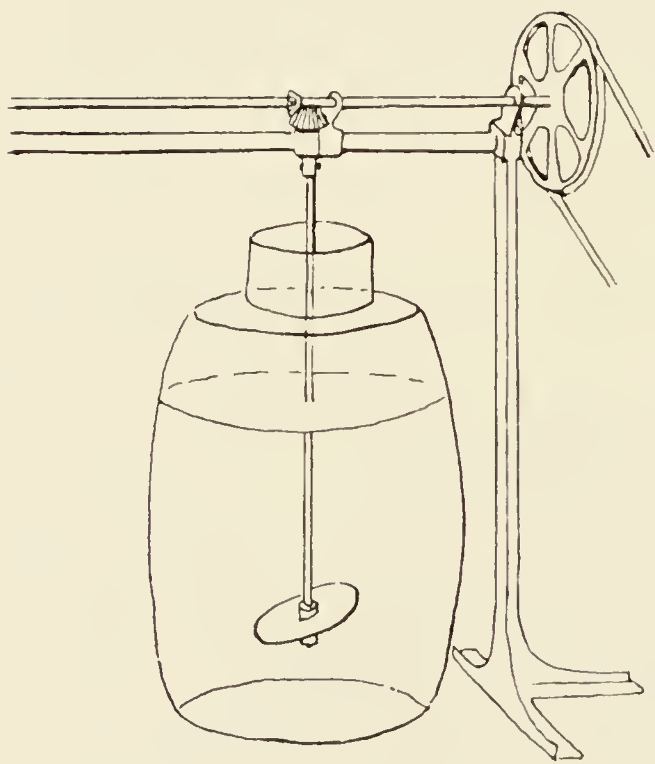


Fig. 59. Apparat zur Aufzucht von planktonischen Fischlarven. (Nach Fabre-Domergue u. Biétrix.)

1) Zucht in warmem oder kaltem Wasser, in verdünnter Salzlösung, Glycerinlösung, in mit Quittenschleim verdicktem Wasser u. dgl.

laufe von je 3 Minuten ca. 5 mal ins Wasser tauchte und wieder emporgehoben wurde; in ähnlicher Weise wirkt eine Glasscheibe in Browns „plunger jar". In Concarneau werden die Jungfische in 4 ca. 50 Liter fassende Glasgefäße gesetzt, und die schief zur Achse eingesetzte Glasscheibe wird durch einen 1/4 HP starken Heißluftmotor in Bewegung gesetzt (Fig. 59). Mead gebührt das Verdienst, mit seinen Hummerlarven den ersten Versuch in größerem Maßstabe ausgeführt zu haben. Die Hummerbrutanstalt der Rhode Island Fish Commission (Fig. 60) ist auf einem großen Schwimmfloß untergebracht. In den einzelnen aus starken Balken gezimmerten Rahmen sind große Brutsäcke von 6 >< 6, bzw. 12 >< 12 Fuß Bodenfläche und 4 Fuß Tiefe versenkt; sie sind aus Segeltuch verfertigt und haben im Boden ein großes, mit weitmaschiger Gaze ausgefülltes Fenster, welches dem Wasser freien Zutritt gestattet. Während des Betriebes ragen natürlich die oberen Ränder der Säcke aus dem Wasser heraus. Große zweiflüglige Propeller erhalten das Wasser im Innern jedes Brutsackes in beständiger Bewegung. Die gleichmäßig-langsame Rotation der Propeller (10 Umdrehungen in der Minute) bewirkt ein kleiner $2^1/_2$ HP Gasolinemotor. In diesen Brutsäcken verbringen die Hummerlarven ihre am meisten gefährdeten planktonischen Stadien und werden erst, wenn sie das 4. oder „Bodenstadium" erreicht haben, vorsichtig ins Meer ausgesetzt.



Fig. 60. Hummernzuchtanstalt auf Rhode Island. (Nach Ehrenbaum.)

Auch die Aufzucht mariner Fische wird hauptsächlich in Amerika in großem Maßstabe betrieben. Als Brutgefäße werden in Woods Hole „Hatching Jars" verwendet. Die Wasserbewegung wird hier durch einen von unten nach oben gehenden Wasserstrom erzeugt, der zugleich die abgestorbenen Eier automatisch durch ein Abflußrohr nach außen befördert. Zur Zeit des Ausschlüpfens der Jungfische wird der Druck des zufließenden Wassers möglichst vermindert. Die Jungfische werden dann durch das Abflußrohr langsam in die Brutkästen übergeführt.

Die Brutanstalten befinden sich teils an Land, teils auf eigenen Fischdampfern, die den Fischerbarken folgen. Sofort nach dem Fang der Dorsche, mit deren Aufzucht man sich hauptsächlich befaßt, wird die künstliche Befruchtung vorgenommen, und die befruchteten Eier kommen darauf in die schwimmenden Brutanstalten.

Mit Hilfe eines an den Brutgläsern angebrachten Maßstabes läßt sich die Zahl der gesammelten Eier berechnen. In Woods Hole können zu gleicher Zeit 70000 Dorscheier gezüchtet werden.

Die schottische Station in Dunbar liefert jährlich 30 Millionen Schollen, und in der Anstalt zu Floedwig bei Bergen werden 300 Millionen junge Dorsche ausgebrütet.

Recht schwierig und größtenteils noch ungelöst ist die Frage einer passenden Fütterung der jungen Brut.

Für die ersten Stadien mariner Fischlarven (*Solea*) empfehlen Fabre-Domergue und Biétrix die kleine, in Salinen massenhaft vorkommende Volvocacee, *Dunaliella salina* (Fig. 61), die leicht und jederzeit zu beschaffen ist und auch in Aquarien gezüchtet werden kann. Für ältere Fischlarven ist wohl Plankton selbst (Copepoden usw.) das natürlichste Futter und wird ja auch, wo es leicht in genügender Menge zu fischen ist, bei der Aufzucht der Süßwasserfische (Salmoniden usw.) verwendet. Andernfalls wird man zu den üblichen Kunstfuttermitteln (Hirn, Milz, Topfen) greifen müssen. Mead fütterte seine jungen Hummerlarven mit fein zerteiltem Muschel- und Fischfleisch.



Fig. 61.
Dunaliella salina Dunal.
(Nach Hamburger.)

Vielleicht wird es in Zukunft gelingen, ein geeignetes lebendes Kleinfutter (litorale Krustaceen usw.) als Fischfutter im großen aufzuziehen, und für die Futtertiere wäre möglicherweise die oben erwähnte *Dunaliella* eine geeignete Nahrung.

Die Salmonidenzüchter legen ja vielfach besondere Cladocerenkulturen (Fig. 97 g) an, um ihren Jungfischen ein „natürliches" Futter bieten zu können.

* * *

So wenig wir früher in der Lage waren, einen Universalplanktonfangapparat anzugeben, ebensowenig ist es uns möglich, das Rezept eines Universal-Konservierungsmittels mitzuteilen.

Wohlfeilheit und Einfachheit im Gebrauch sichern dem Formol (eine 40%ige Lösung des Gases Formaldehyd oder Methylaldehyd in Wasser) auch in der Planktologie einen hervorragenden Platz. Genügt doch ein Zusatz von wenigen Tropfen Formol zum konzentrierten Fang, so daß das Wasser, in dem das Plankton enthalten ist, ungefähr einer 2—4%igen Lösung entspricht, um das Plankton in nicht zu rigorosen Ansprüchen wenigstens genügender Weise zu fixieren.

Für einige zartere Planktonten, so für Quallen, Jungfische, dürfte Formol sogar die anderen Fixierungsmittel namentlich bezüglich der

Form- und Farbenerhaltung, auf die es speziell für Musealzwecke in erster Linie ankommt, bei weitem übertreffen. Es ist vorteilhaft, Medusen vor dem Fixieren in Formol mit Cocain (3 ccm einer 1%igen Lösung für 100 ccm Seewasser) zu lähmen.

In den meisten Fällen wird es aber angezeigt sein, das Formol nur in Gemischen zu verwenden. Für kleinere Planktonformen, besonders für Phytoplanktonten wird eine Mischung von Formol, Methylalkohol und Holzessig zu gleichen Teilen empfohlen (Pfeiffers Gemisch).

Gran empfiehlt für marines Phytoplankton das Gilsonsche Gemisch (Pikrinsäure 2 g, Formol [40%] 40 ccm, Chloroform 2 ccm, Seewasser 1000 ccm). Es ist vorteilhaft, die Lösung in doppelter Stärke zu bereiten und die Verdünnung während der Konservierung mit dem Seewasser vorzunehmen, in welchem die Planktonorganismen leben. Die Fänge können monatelang in der Lösung aufbewahrt werden.

Hensen und Apstein verwenden zur Fixierung quantitativer Planktonfänge Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure (Pikrinsäure 1 g, konz. Schwefelsäure 2 ccm, Wasser 100 ccm, filtrieren und mit 300 ccm Wasser verdünnen).

Als sehr brauchbar erwies sich auch zur Planktonfixierung die Flemmingsche Flüssigkeit (Chroms. 1% . . . 75 ccm, Osmiums. 2% . . . 20 ccm, Eisessig 5 ccm); nach längerer Einwirkung (1—2 Tage) wird der Fang in Wasser gut ausgewaschen und in steigendem Alkohol konserviert.

Außerdem kommen noch als Fixierungsmittel Sublimatgemische und starker Alkohol in Betracht (n. b. Seewasser bildet mit Alkohol einen unangenehmen Niederschlag!)

Besonders zarte Formen, wie ausgewachsene *Eucharis*, lassen sich gegenwärtig überhaupt nicht gut konservieren.

Will man für weitere mikroskopische Untersuchungen das gesamte Plankton färben, so kommen dabei in erster Linie Carminfarbstoffe (Boraxcarmin, mit nachherigem Auswaschen in salzs. Alkohol), ferner hauptsächlich für kleinere Objekte Färbungen mit Hämatoxylin und Hämatein in Betracht.

Eine Beschleunigung des Absinkens namentlich der kleineren Planktonten gelegentlich der Fixierung, Konservierung und Färbung kann durch jedesmaliges Zentrifugieren des Fanges erzielt werden. Schonender noch ist vielleicht die Behandlung des Planktons in dem Corischen Auftriebsieb. Dasselbe besteht aus einem oben trichterförmig erweiterten, unten mit einem Gazeläppchen verschlossenen Glastubus, dessen unterer Teil in ein Glasgefäß mit größerem Lumen

gestellt werden kann. In dem Auftriebsieb können sämtliche Manipulationen des Planktons vom Fixieren bis zum Färben und Aufhellen in Nelkenöl oder Xylol ausgeführt werden.

Die Überführung des gefärbten Planktons aus dem Wasser in Glyzerin oder aber nach Überführung durch die Alkoholstufen aus absolutem Alkohol in Xylol oder Nelkenöl geschieht am schonendsten mittels der sogenannten Senkmethode.

Als Einschlußmasse der Planktonpräparate kann Kanadabalsam oder Glyzerin benutzt werden.

Wir beschränkten uns hier auf die Herstellungsweise solcher mikroskopischen Präparate, die eine Übersicht über das gesamte, gefangene Plankton geben sollen. Für detailliertere Untersuchungen einzelner Planktonformen sind gewöhnlich besondere Präparationsmethoden erforderlich, die in den mikrotechnischen Handbüchern und in den betreffenden Spezialwerken nachgesehen werden müssen.

4. Die statistische Planktonforschung und ihre Methoden.

Statistische Untersuchungen sind seit langer Zeit in der Naturwissenschaft üblich, nur waren sie zumeist methodisch recht wenig durchgebildet. Der Histologe, der zur Kontrolle irgendeines Befundes mehrere Präparate durchsieht, um sich von der Häufigkeit des Vorkommens der beobachteten histologischen Erscheinung zu überzeugen, treibt Statistik, ebenso der Florist oder Faunist, wenn er von der „Häufigkeit“ oder „Seltenheit“ einer Art spricht, oder der Systematiker, wenn er die Konstanz oder Variabilität irgendeines Merkmales untersuchen will und sich zu diesem Zwecke eine große Anzahl von Individuen der zu untersuchenden Art zu verschaffen trachtet.

In der Planktonforschung werden wir uns der statistischen Arbeitsmethode hauptsächlich in folgenden Fällen zu bedienen haben.

A) Zunächst dann, wenn es sich darum handelt, die Variationsgröße, die Art und den Verlauf der Variation bei gewissen polymorphen Planktonten in möglichst exakter Weise festzustellen und wenn möglich mit Hilfe dieser Variationsstatistik und des Experimentes auch die Ursachen dieser Variabilität zu erforschen.

B) Die Statistik wird uns in der Planktonkunde aber auch dann vorzügliche Dienste leisten, wenn es sich um die Lösung allgemeinbiologischer oder ethologischer Fragen handelt. Diese Planktonpopulationsstatistik, die quantitative Planktonforschung, ist geradezu in der ihr von ihrem Begründer, V. Hensen, gegebenen, methodischen Ausbildung mustergültig geworden für ähnliche statistische

Untersuchungen an anderen Lebensgemeinschaften oder Biocoenosen; so wurden z. B. Aasfresser, blütenbesuchende Insekten, Ameisen und Spinnen von Dahl, der Vogelzug von Salvadori und mir nach solchen statistischen Methoden untersucht.

Die quantitative Auswertung des Fanges kann nun in folgender Weise erfolgen:

I. Volumbestimmung.

Die Gesamtmasse des gefangenen Planktons kann entweder im Meßzylinder durch Absetzenlassen gemessen oder auf der Wage gewogen werden.

a) Rohvolumen (Fang- oder Setzvolumen).

Durch 24stündiges Absetzenlassen des in einem Meßzylinder in Alkohol aufgeschwemmten Fanges und Ablesen des Volumens des Bodensatzes erhält man eine Maßzahl, welche allerdings nicht direkt das Volumen der Organismen angibt, da zwischen den einzelnen aufeinanderliegenden Planktonten ziemlich beträchtliche Lücken bleiben. Immerhin ist diese einfache Methode zur Lösung mancher Fragen, namentlich solcher der praktischen Fischerei, nicht wertlos.

b) Dichtes Volumen.

Bei makroskopischen Planktonten werden wir mit Vorteil die Volumbestimmung durch Verdrängung vornehmen müssen. Die Tiere oder Pflanzen werden in einen Meßzylinder mit Flüssigkeit gegeben, und die Zunahme des Volumens nach dem Eintauchen kann an der Skala abgelesen werden. „Man erhält dadurch das Volumen der wirklichen Organismen vermehrt um das Volumen der kapillar oder oberflächlich anhaftenden Flüssigkeit“ (Schütt).

Mitunter ist es indessen wünschenswert, auch von den kleinen und kleinsten Planktonten das Volumen kennen zu lernen. Viele Formen, deren Gestalt sich auf Kugel-, Kegel-, Zylinderformen oder eine Zusammensetzung solcher leicht berechenbarer Gestalten zurückführen lassen, können direkt ihrem Volumen nach berechnet werden.

Diese Volumbestimmung läßt sich auffassen als ein Versuch, die das Plankton bildenden Organismen ihrer lebenden Masse nach zu ordnen. Wir beginnen da mit den kleinsten Planktonten, den Bakterien, für die Fischer ein Durchschnittsvolumen von 1 cbμ berechnet hat. Ihnen kommen in der Ostsee nach Lohmanns Untersuchungen am nächsten eine kleine Monadine, die in einem zierlichen gelben Gehäuse im Wasser herumschwimmt und deren Zelleib nur 10 cbμ mißt *(Calycomonas gracilis)*, sowie eine *Thalassiosira*-Art *(nana)* von 30 cbμ Masse. Erheblich größer ist die kleinste Peridinee *(Amphi-*

dinium rotundatum) von 300 cbμ Volumen; von den übrigen Protophyten nimmt eine Coccolithophoride *(Pontosphaera huxleyi)* die niedrigste Stufe mit 100 cbμ Masse ein. Die Mehrzahl der Protisten bewegt sich zwischen den Werten von 1000 und 200 000 cbμ Volumen.

Die Gewebstiere überschreiten im Ostseeplankton ausnahmslos das Volumen von 100000 cbμ und nähern sich bereits in den kleineren Formen 1000000 cbμ, ein Volumen, das von den größeren ganz erheblich überschritten wird und bei *Centropages* z. B. 46000000 erreicht.

c) Absolutes Volumen.

Absolutes Volumen nennt Schütt das Volumen der Trockensubstanz; dieses würde allerdings das vollkommenste Bild von der Totalmasse einzelner Planktonfänge geben; da aber diese Methode eine Zerstörung des Fanges bedingt, wird sie nur in beschränktem Maße Verwendung finden können, nämlich nur dann, wenn es sich, wie gewöhnlich im Süßwasser, nicht um zu kostbares Material handelt oder im Meere bei Fängen aus geringer Tiefe, wo dann ohne größeren Zeitverlust Doppelfänge ausgeführt werden können.

II. Gewichtsbestimmung.

Mit derselben Schwierigkeit haben wir bei der Gewichtsbestimmung des Planktons zu rechnen, die zudem nur dann mit Erfolg anzuwenden ist, wenn größere Planktonquantitäten zur Verfügung stehen. Zur Wägung muß das Plankton vorher getrocknet werden. Bei der Gewichtsbestimmung marinen Planktons macht der Salzgehalt Schwierigkeiten; beim Auswaschen mit destilliertem Wasser wäscht man nämlich auch den Salzgehalt der Zelle fort und verliert außerdem organische Substanz. Dieser Übelstand macht sich auch bemerkbar bei der

III. chemischen Analyse.

Wenn das Plankton nicht in frischem Zustande chemisch untersucht werden kann, empfiehlt Brandt Konservierung desselben in 70% Alkohol; allerdings werden dabei 22—50% der gesamten Trockensubstanz von dem wässerigen Alkohol extrahiert.

Das bei 100° getrocknete Plankton wird gewogen, hierauf verbrannt und sodann die Asche gewogen. Die Gewichtsdifferenz der Trockensubstanz und der Asche ergibt den Gehalt an organischer Substanz. Der Kieselsäuregehalt läßt sich durch Behandlung der Asche mit Wasser und Säuren feststellen, die Menge der eiweißartigen Körper durch Bestimmung des Stickstoffes berechnen, die Menge der Fette durch Ätherextraktion.

IV. Zählung.

Die Bestimmung körperlicher Teile in Flüssigkeiten mit Hilfe der Zählung ist ein seit den Zählungen von Blutkörperchen wissenschaftlich durchaus anerkanntes Verfahren (Hensen). Auch in der Bakteriologie wird durch die Zählung der Wucherungszentren, die bei dem Ausgießen einer gemessenen Flüssigkeitsmenge auf geeignetem Nährboden entstehen, ein messendes Verfahren mit bestem Erfolg angewendet. Man verfährt im Prinzip beim Planktonzählen genau so wie bei gewissen chemischen Analysen von Mineralwässern, Mineralien, Organen, Nahrungsmitteln und Pflanzensamen (an Samenkontrollstationen) und ähnlichem: man entnimmt dem genau gemischten Gemenge eine Quote, die analysiert bzw. gezählt und dann auf das Ganze verrechnet wird.

Der Vorgang des Zählens nun ist, in kurzem geschildert, dieser: Das Plankton wird aus der Konservierungsflüssigkeit in so viel Wasser übergeführt, daß sich die Masse darin gut durcheinanderschütteln läßt, das Plankton dadurch ziemlich gleichmäßig im Wasser verteilt erscheint.[1])

Aus dem in dieser Weise gleichmäßig mit Plankton erfüllten Wasser wird ein bestimmtes Volumen herausgehoben. Diese Planktonprobe wird nun auf der Glasplatte des Objekttisches eines Zählmikroskopes entleert. Der genau horizontal gestellte Objekttisch des Zählmikroskopes ist nämlich so groß, daß er Glasplatten von $11\frac{1}{2} \times 10$ cm fassen kann, und wird durch 2 Schrauben von vorn nach hinten und in seitlicher Richtung bewegt.

Auf die Glasplatte sind feine Linien eingeritzt mit 0,5, 1, 2,5 und 5 mm Spatium.

Statt des kostspieligen Zählmikroskops kann für die quantitative Analyse auch der ebenfalls von Zwickert (Kiel) verfertigte Zähltisch benutzt werden, der auf jedes Mikroskop aufgeschraubt werden kann (Lohmann).

Beim Zählen wird nun mit Hilfe der oben erwähnten Schrauben die Platte mit dem darauf ausgebreiteten Fang nach und nach durch das Gesichtsfeld geführt, wobei die Parallellinien der Platte als Führung dienen, damit kein Teil des Fanges übersehen werden kann, und die im Gesichtsfeld erscheinenden Planktonten werden der Reihe nach gezählt.[2])

1) Zur Erzielung einer möglichst gleichmäßigen Verteilung versetzt Volk die Planktonprobe mit dem sog. Präparierschleim, einem Gemisch von Salep-Infusion mit Quittenschleim, etwas Zucker und Alkohol und etwa 4 % Formalin.

2) Es ist vorteilhaft, als Okular ein Okularmikrometer zu verwenden, dessen Messeinlage durch eine Blecheinlage mit quadratischem Ausschnitt ersetzt ist (Rafter).

Die anzuwendende Vergrößerung richtet sich natürlich zunächst nach der Größe der Objekte; Hensen empfiehlt 200 und 20 fache Vergrößerung. Die allerkleinsten Planktonten zählte Lohmann lebend unter dem Deckglase bei 250—500 facher Vergrößerung.

Die Zählung selbst geschieht mit Hilfe eines Setzerkastens, der mindestens so viel Fächer enthalten muß, als Spezies im Fange vorhanden sind; jeder Spezies entspricht ein mit dem betreffenden Namen versehenes Fach im Setzerkasten. Für jeden im Gesichtsfeld auftauchenden Organismus wird nun in das ihm entsprechende Fach eine Zählmarke (Bohne, Erbse oder besser Linse) gelegt. So kann man leicht eine Platte, auf der sich bis zu 50 verschiedene Arten durcheinandergemengt finden, auszählen.

Sind nur wenige Spezies vorhanden oder interessieren aus dem Fang nur einige wenige für spezielle Fragen, so genügt es, während des Zählens die jeweilige Zahl der gefundenen Individuen etwa durch die gleiche Zahl Punkte oder Striche auf einer neben dem Mikroskop liegenden Zähltabelle anzumerken.

Für die Zählung selbst gibt Hensen als Regel an, daß man suchen sollte, von den zahlreichsten der zu zählenden Objekte nicht weniger wie 1000 und nicht mehr wie 3000 auf die Zählplatte zu bringen.

Die Zählung der kleineren Diatomeen muß auf trockener Platte gemacht werden, sonst würden bei 200 facher Vergrößerung viele übersehen werden.

Ist man mit der Zählung fertig, und ist das Resultat derselben sorgfältig in einem Protokoll verzeichnet, so hat man noch durch eine einfache Multiplikation aus dem wirklich durchgezählten Bruchteil des Fanges die Gesamtzahl aller gefangenen Individuen zu berechnen. Endlich hat man noch unter Berücksichtigung des früher erwähnten Filtrationskoeffizienten die gefundenen Zahlen auf 1 qm Oberfläche der durchfischten Wassersäule umzurechnen. Diese Umrechnung hat natürlich auch bei der Bestimmung des Rohvolumens zu erfolgen und erleichtert den Vergleich der einzelnen Fänge. Andere Planktologen haben vorgeschlagen, nicht die unter 1 qm Oberfläche befindliche Planktonmenge (= Ertrag) zu berechnen, sondern die in 1 cbm Wasser suspendierte (= Einheitsmenge).

Sind nun die mindestens ein Jahr hindurch in tunlichst kleinen Zeitintervallen (wöchentlich) gemachten Planktonfänge in der oben kurz erläuterten Weise durchgezählt, so ist es möglich, durch entsprechende Eintragungen der gewonnenen Zahlen in ein Ordinatensystem Jahreskurven zu konstruieren, die ein übersichtliches Bild von der Planktonentwicklung im Laufe eines Jahres geben sollen.

Kapitel IV.

Anpassungserscheinungen des Planktons.

1. Schwebvermögen.

Als wichtigste und augenfälligste Anpassungserscheinung des Planktons haben wir seine Schwebfähigkeit zu bezeichnen.

Sämtliche Planktonten lassen sich diesbezüglich ungezwungen in folgende drei Kategorien einordnen. Wir unterscheiden

1. solche, die spezifisch leichter als das Wasser sind und demnach wenigstens teilweise aus demselben hervorragen: bekannte Beispiele dafür aus dem Haliplankton sind die *Velella*, die Segelqualle „Vor dem Winde“ (Fig. 31, S. 58), sowie *Physalia*, das portugiesische Kriegsschiff (Fig. 35, S. 66).

2. Der größte Teil des Planktons hat ein gleiches oder annähernd gleiches spezifisches Gewicht wie das umgebende Wasser.

3. Die spezifisch schwereren Planktonten endlich können sich nur durch besondere Einrichtungen, durch aktive Bewegungen u. dgl. im Wasser schwebend erhalten. Sie besitzen auch zumeist, namentlich soweit es sich um Zooplanktonten handelt, im Gegensatz zu den Vertretern der beiden vorerwähnten Kategorien die Fähigkeit selbständiger Seitwärtsbewegung.

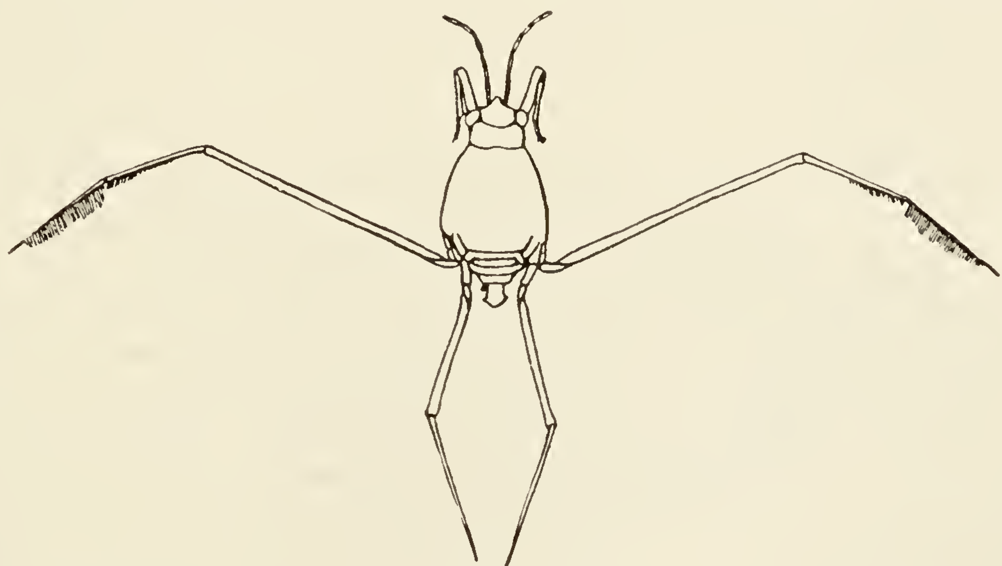


Fig. 62. *Halobates micans Esch.* ♂. (Nach Dahl.)

Nur wenige Planktonten sind imstande, sich aus dem Wasser emporzuschnellen, so Copepoden aus der Familie der Pontelliden (die Gattungen *Pontella*, *Anomalocera* [Farbentafel Fig. 4] und *Pontellopsis*).

Treibend am Wasserspiegel erhalten sich die Tange der Sargassosee und die Zosteren, mit ihnen auch die ihnen eigene Tierwelt. Die Meerwanze, *Halobates* (Fig. 62), die wir wohl auch hier noch anführen dürfen, vermag, wie ihre Verwandten im Süßwasser, trockenen Fußes über die Wasserfläche dahinzueilen.

Einigen echten Planktonten aber kann das Emportauchen aus dem Wasser verderblich werden. Die Eigentümlichkeit der Cuticula mancher Entomostraken nämlich (*Bosmina, Evadne* [Fig. 63], *Podon* u. a.), das Wasser abzustoßen, macht es den genannten Tierchen unmöglich, wieder unter das Wasser zu tauchen, und man sieht sie oft in großen Mengen scheinbar hilflos am Oberflächenhäutchen des Wassers treiben. Nach Ostroumoff sollen sich indessen einige der erwähnten Cladoceren auf dem Wasserspiegel „mit Hilfe der Luft, welche die abgeworfenen Hüllen anhält, häuten". Sicher ist jedenfalls, daß zwei Süßwasserkrebschen, die Cladocere *Scapholeberis* (Fig. 64) und ein Ostracode, *Notodromas*, sich ohne Schaden, am Oberflächenhäutchen hängend, treiben lassen. „Planktonische" Hydren pflegen mittels eines Schleimfadens am Wasserspiegel zu hängen (Scourfield). Auch eine marine Schnecke, *Janthina* (Farbentafel Fig. 2), vermag mittels eines selbstverfertigten schaumigen Floßes an der Wasseroberfläche zu schweben.

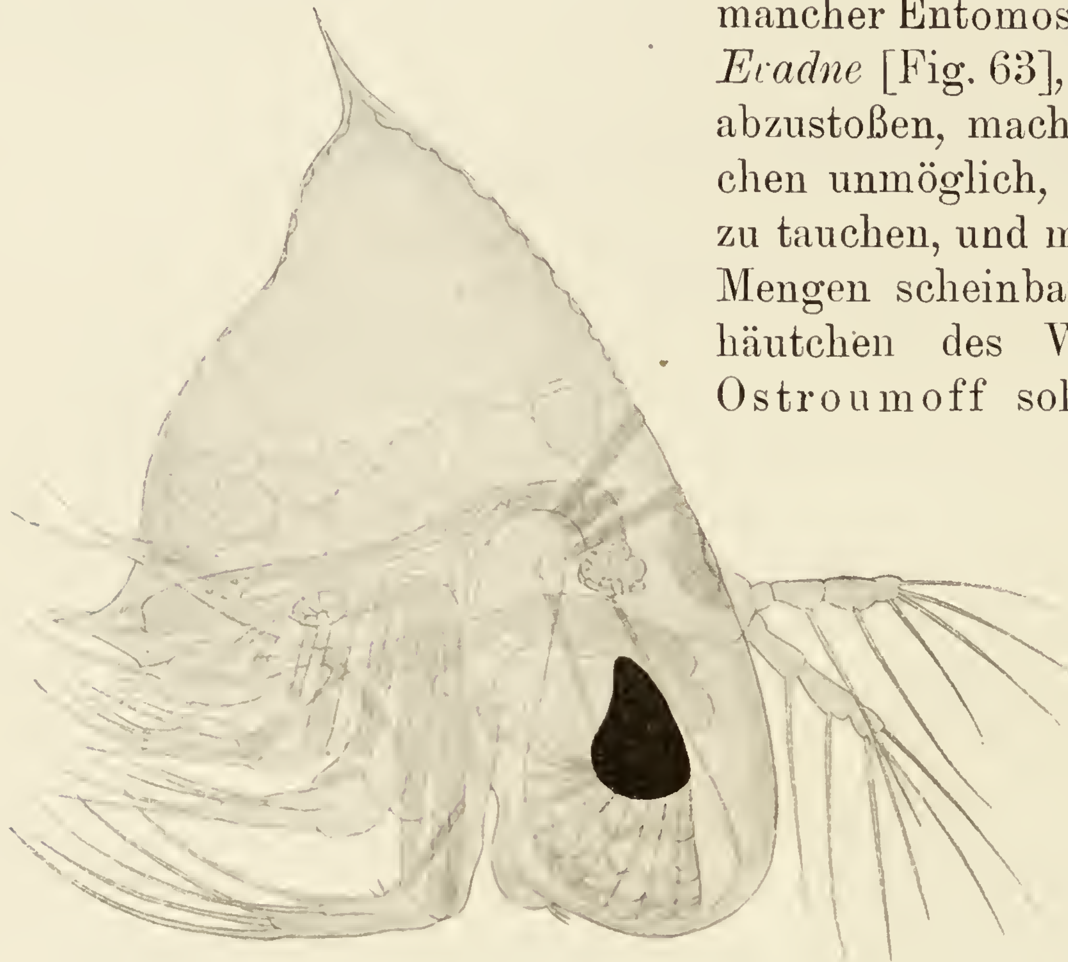


Fig. 63. *Evadne spinifera P. E. Müller.* (Nach Claus.)

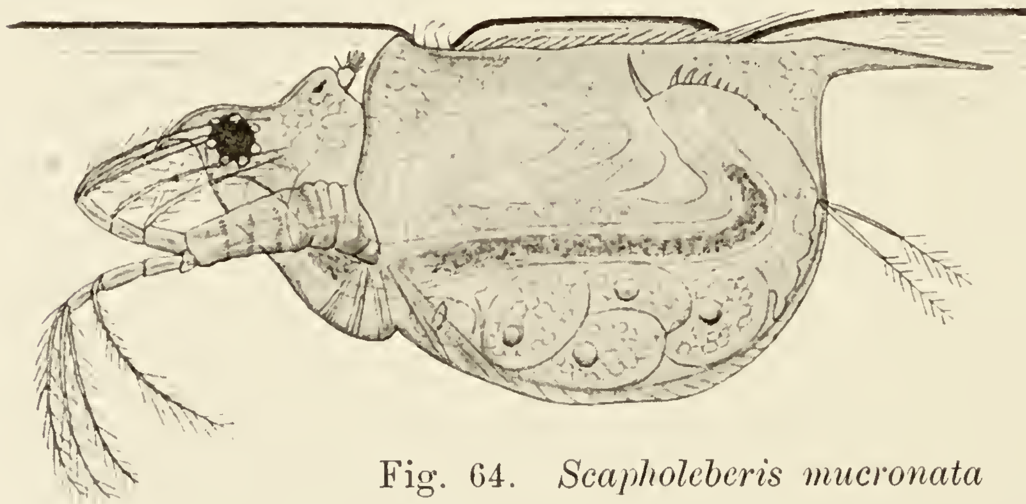


Fig. 64. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller), am Wasserspiegel hängend. (Nach einer Skizze von Scourfield.)

Höchst mannigfacher Art sind die Mittel zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes. Erhöhung der Schwebfähigkeit kann erreicht werden:

1. durch Absonderung von Schleim und Ausbildung von Gallertsubstanz, durch wässerige Aufquellung vieler oder aller Gewebe;
2. durch Vacuolenbildung;

3. durch Ansammlung spezifisch leichterer Stoffwechselprodukte; dies geschieht
   a) durch Ausscheidung von Gas in Hohlräume des Körpers oder besondere Behälter;
   b) durch reichliche Bildung von Fett und Öl; daraus ergibt sich zugleich die Abhängigkeit der Schwebfähigkeit vom Verlaufe des Stoffwechsels;
4. durch bedeutende Oberflächenvergrößerung und damit Erhöhung des Reibungswiderstandes. Dies kann erreicht werden:
   a) durch Vergrößerung der Gesamtoberfläche (Trommeltypus nach Schröter). Ein Extrem in dieser Richtung stellt der Diatomeen-Goliath *Antelminellia gigas* dar (Fig. 65);



Fig. 65. *Antelminellia gigas* (*Cast.*) *Schütt.* (Nach Schütt.)

   b) durch Scheibenbildungen (Discoplankton Ostenfelds). Beispiele dazu wären die Coscinodiscen (Fig. 66) unter den Diatomeen, die Discoideen unter den Radiolarien, *Porpita* unter den Röhrenquallen;

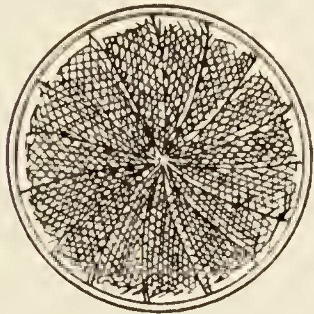


Fig. 66. *Coscinodiscus curvatulus Grun.* Schalenansicht. (Nach Schmidt aus Gran.)

   c) durch Streckung des Körpers in einer Richtung und Ausbildung der Stabform. Wir erinnern an *Syncdra* (Fig. 67) unter den Diatomeen, *Sagitta* unter den Würmern (siehe Fig. 68), und den Krebs *Lucifer*.
   d) durch Ausbildung regelrechter Schwebeapparate. Dahin gehören die langbestachelten *Chaetoceras*-Arten (Fig. 69) (*Chaetoplankton* Ostenfelds), die fallschirmartigen Gebilde einiger Flagellaten, die mannigfaltigen Stacheln und Borsten der Crustaceen, die Schwimmglocken der Siphonophoren;
   e) auch durch Kolonien- („Froschlaichtypus"), Bänder-, Netz- und Kettenbildungen kann eine Vergrößerung der Oberfläche erzielt werden. Kettenbildende Diatomeen, Ceratien, kolonienbildende Radiolarien, sowie die oft meterlangen Salpenketten wären als Beispiele zu nennen.

Fig. 67. *Synedra delicatissima Sm.* (Nach Kirchner.)

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wollen wir nun die Hauptgruppen des Planktons von diesem Gesichtspunkte aus betrachten.

Wir beginnen mit den **Phytoplanktonten**, denen ja, da sie fast ohne Ausnahme an den Lichtgenuß gebunden sind, ein Schweben in den oberen Wasserschichten von ganz besonderem Werte sein muß. Es mag gleich erwähnt sein, daß wir die ausgesprochensten Schwebevorrichtungen hauptsächlich bei marinen, speziell bei Hochseephytoplanktonten antreffen. Einige Botaniker, wie Schmidle, sehen in den mancherlei Mitteln zur Erhöhung der Schwebfähigkeit der Planktonalgen des Süßwassers keine „Anpassung solcher



Fig. 68. *Sagitta hexaptera d'Orb.* (N. O Hertwig.)



Fig. 69. *Chaetoceras danicum Cleve* (= *boreale Schütt.*) (Nach Schütt.)

Formen an eine schwebende Lebensweise", sondern nur Vorrichtungen, welche „zur Erhaltung und Verbreitung der Art" beitragen. Es werden sogar die Schwebevorrichtungen der in Rede stehenden Planktonten auf dieselbe Linie mit den vielfach gestalteten Aussäevorrichtungen der Phanerogamen, z. B. der Achänen der Kompositen gestellt, „von denen niemand sagen wird, dieselben hätten sich dem Luftleben angepaßt". Dabei wird aber, wie Schröder richtig bemerkt, übersehen, daß das Schweben derselben im Luftmeer doch weit kürzere Zeit dauert als das planktonische Leben der Süßwasseralgen.

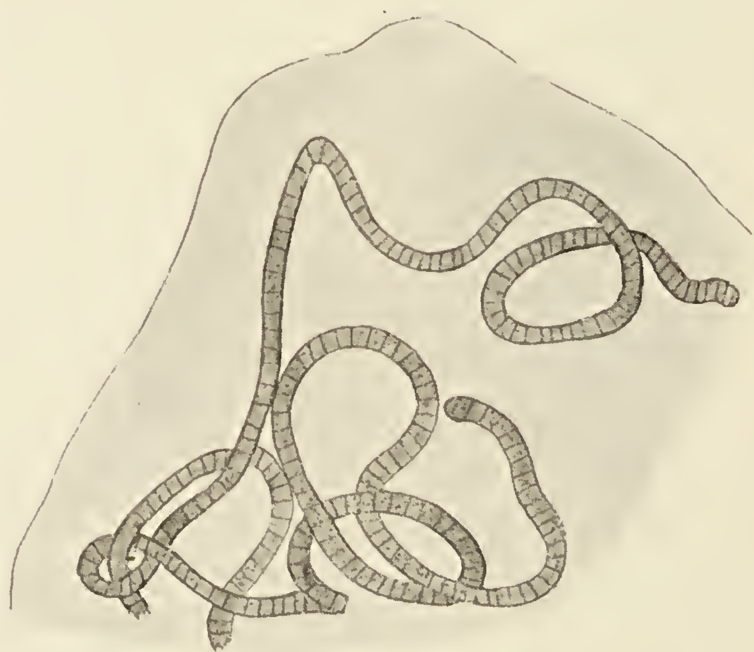


Fig. 70. *Katagnymene spiralis Lemmermann var. capitata* (*West.*) (Nach Wille.) Teil einer Gallerthülle, den verschlungenen Lauf des Fadens zeigend.

Für die echt planktonischen Schizomyceten scheint mit nicht vielen Ausnahmen das Vorhandensein von Geißeln charakteristisch zu sein, und bei den planktonischen „Halibakterien" im speziellen hält Fischer die schraubige Gestalt für eine Anpassung an das Wasserleben, die die Bewegungsfähigkeit und das Schweben im Wasser begünstigt.

Das hervorstechendste Merkmal der Planktonalgen gegenüber den festsitzenden Algen ist jedenfalls ihre geringe Größe, die aber

nicht lediglich als Anpassung an das Schweben aufzufassen sein wird, sondern auch in anderer Hinsicht von Vorteil ist: so wird offenbar der Photosynthese durch ein- oder wenigzellige kleine Organismen, die in jeder beliebigen Stellung volle Durchleuchtung erfahren, am besten gedient. Kleine Organismen nehmen Nährmaterialien aus dem Wasser am leichtesten auf, und ferner sind sie im bewegten Wasser zweifellos im Vorteil gegenüber großen Algen mit vielen Zellen (Oltmanns).

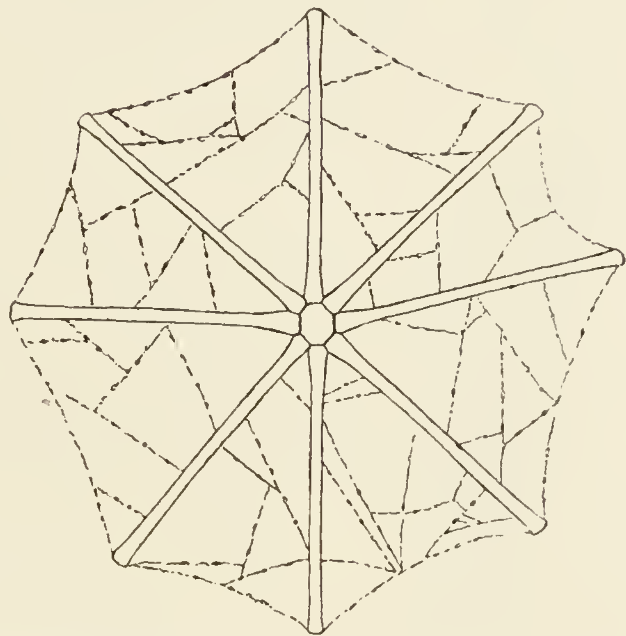


Fig. 71. *Asterionella gracillima Heib.* mit Gallerthaut. (Nach Voigt.)

Bei den Schizophyceen dürfte zumeist durch Schleimbildung eine Verminderung des spezifischen Gewichts erzielt werden. Als Beispiel mögen dienen die Chroococcaceen (Fig. 27) und besonders *Haliarachne* und *Katagnymene* (Fig. 70). Nach Klebahn wird die Wasserblüte gewisser limnoplanktonischer Schizophyceen durch „Gasvacuolen“ bewirkt, welche sich im Innern der Zellen entwickeln und als Schwimmapparate dienen. Molisch gibt indessen an, daß diese Schwebekörperchen oder Airosomen nicht gasförmig sind, sondern eine mehr oder weniger feste oder flüssige Konsistenz besitzen. Ähnliche Gebilde konnten von Molisch überdies auch bei schwebenden Purpurbakterien (*Rhodotheca* und *Rhodocapsa*) nachgewiesen werden.

A. Fischer endlich betrachtet die sog. Gasvacuolen als optische Bilder eines anisotropen, zu den Kohlehydraten gehörenden „Anabaenins.“

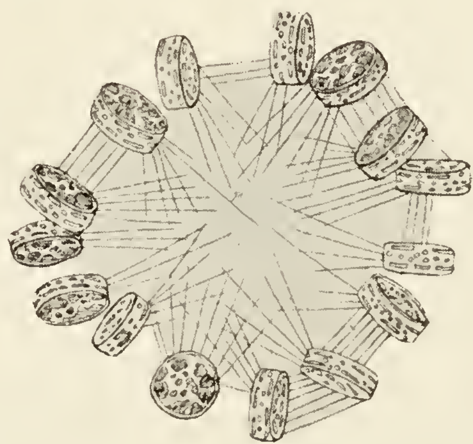


Fig. 72. *Cyclotella comta Ktz. var. radiosa Grun.* (Nach Kirchner.)

Mannigfacher Art sind die Schwebeeinrichtungen der planktonischen Diatomeen. Die grundbewohnenden Formen sind meist nahtführend und bewegen sich gleitend auf dem Boden weiter, und zwar durch Ausscheidung von Gallerte. Die echt planktonischen Diatomeen dagegen sind nahtfrei und vielfach von Gallerthüllen umgeben (Fig. 71). Bei den Cyclotellen werden die einzelnen Individuen durch Gallerte zu Kolonien vereinigt (Fig. 72). Bei möglichster Sparsamkeit mit dem Baumaterial, die uns, vergleichbar dem Gitterwerk moderner Eisenkonstruktionen, in leistenförmigen, anastomosierenden Verdickungen der äußerst zarten Schalen vor Augen

tritt, sehen wir in verschiedenster Weise den einen Zweck erfüllt: die Schwebfähigkeit zu erhöhen. Dies wird erreicht durch allseitige Körpervergrößerung, wie bei dem schon erwähnten, mehrere cmm fassenden Körper von *Antelminellia gigas* (Fig. 65), durch Ausdehnung der Zelle in der Richtung der Längsachse bei *Synedra* (Fig. 67), durch blattförmige oder scheibenförmige Verbreiterung der Zellen bei einigen breiten Rhizosolenien (Fig. 73) und den Coscinodiscen (Fig. 66). Regelrechte Schwebeapparate können auftreten in Form feiner Stachelkränze am Rande scheibenförmiger Zellen, wie bei *Gossleriella* (Fig. 74). Als lange, haarfeine Gebilde erinnern sie in ihrer Wirkung an die Pappushaarkronen der Kompositenfrüchte. Bei *Chaetoceras* (Fig. 69) finden wir einfache Borsten, bei *Bacteriastrum* (Fig. 75) sind sie gespalten.

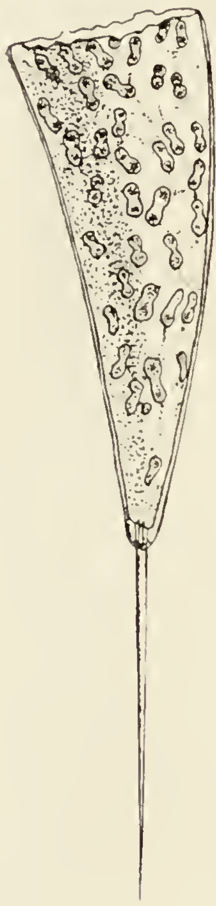


Fig. 73. *Rhizosolenia sigma Schütt.* (Nach Schütt.)

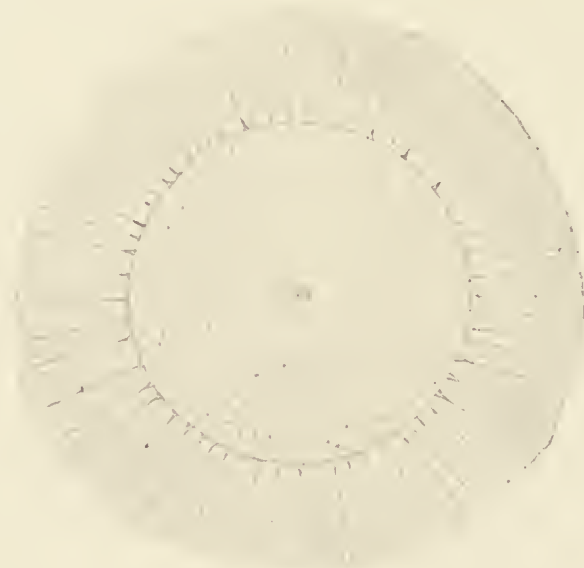


Fig. 74. *Gossleriella tropica Schütt.* (Nach Schütt.)

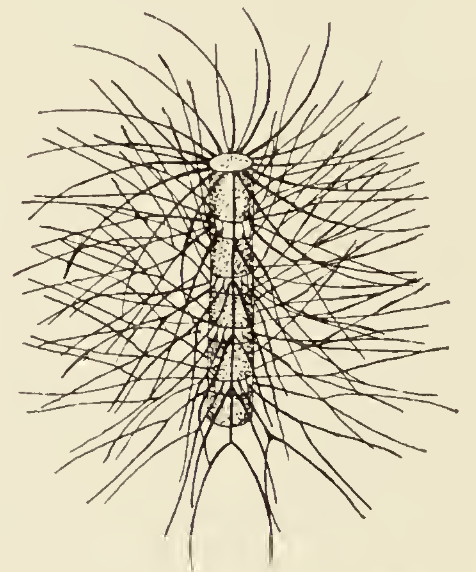


Fig. 75. *Bacteriastrum varians Lauder.* (Nach Schütt.)

Planktoniella sol (Fig. 76) aus dem Warmwasser erinnert wegen ihrer zarten, durch Radialstrahlen verstärkten Membran an die Samen der Ulmen.

Mit Borsten versehene Zellenketten zeigen oft auch Torsion, was bei *Chaetoceras* mit nur je 4 Schwebeborsten an jeder Zelle von besonderer Wichtigkeit ist, damit in der Kette die Borsten nach möglichst vielen Seiten ausstrahlen. Nackte Zellenketten erscheinen gekrümmt, und Torsion bei Krümmung der Zellen führt dann zu Schraubenformen (Fig. 77), wie wir sie schon bei den marinen Bakterien als Anpassungserscheinung kennen lernten.

Unter den Conjugaten, die überdies im Plankton eine untergeordnete Rolle spielen, könnte man die Scheiben- und Stabform der Desmidiaceen (Fig. 97 a) als Anpassungserscheinung auffassen, wenn

dieselbe nicht auch bei Grundformen allgemein vorkommen würde. Dies führt uns zu der Vermutung, daß manche Schwebeeinrichtungen nicht erst als Anpassungserscheinungen während des Planktonlebens erworben wurden, sondern daß sich nur solche Grundformen in den Lebensbezirk des Pelagials begeben konnten, die dazu am besten geeignet waren (Bachmann). Einige Plankton-Desmidiaceen zeichnen sich überdies durch charakteristische Gallerthüllen aus.

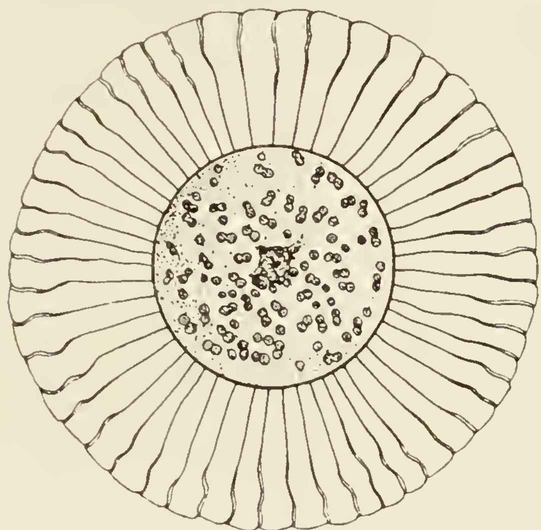


Fig. 76. *Planktoniella sol* (*Wallich*). (Nach Schütt.)

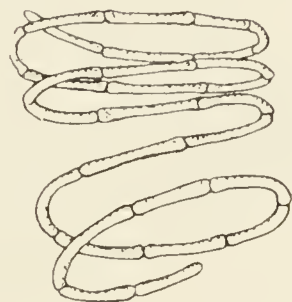


Fig. 77. *Rhizosolenia stolterfothi H. Perag.* (Nach Schütt.)

Kugelig oder tafelförmig ausgebreitet und vielfach von einem mächtigen Gallertmantel umgeben erscheinen die Chlorophyceen; ich erinnere an *Pandorina*, *Eudorina* (Fig. 78), *Sphaerocystis*, *Pelagocystis*. Auf einen äquatorial gelagerten Fallschirm stoßen wir wieder bei *Pterosperma* (Fig. 79).

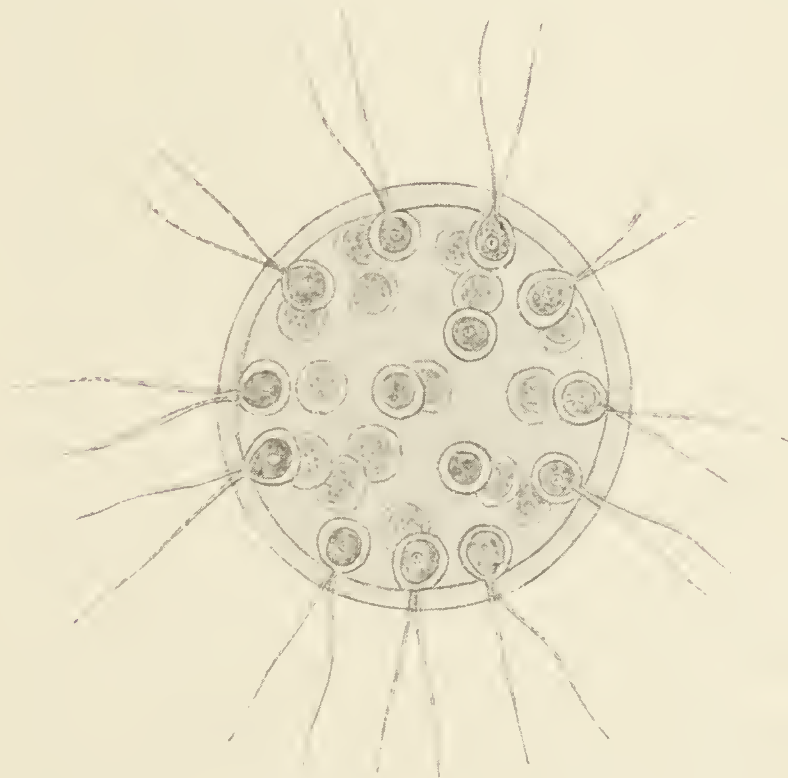


Fig. 78. *Eudorina elegans Ehrenbg.* (Nach Lemmermann.)

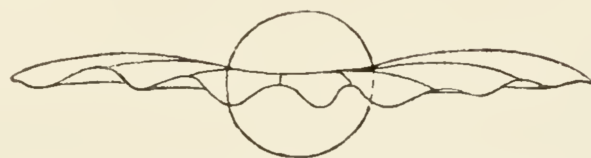


Fig. 79. *Pterosperma moebiusi Joergens.* (Nach Lohmann.)

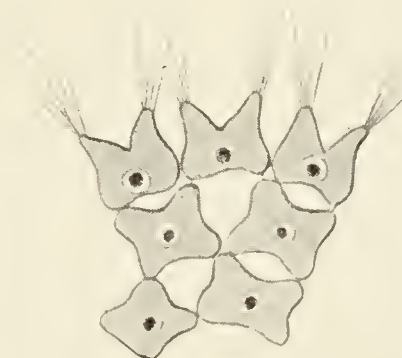


Fig. 80. *Pediastrum duplex Meyen.* (Nach Zacharias.)

Die peripheren Zellen der planktonischen Pediastren (Fig. 80) sind mit Borstenbüscheln besetzt, in denen Zacharias ebenfalls einen besonderen Schwebeapparat erblickt.

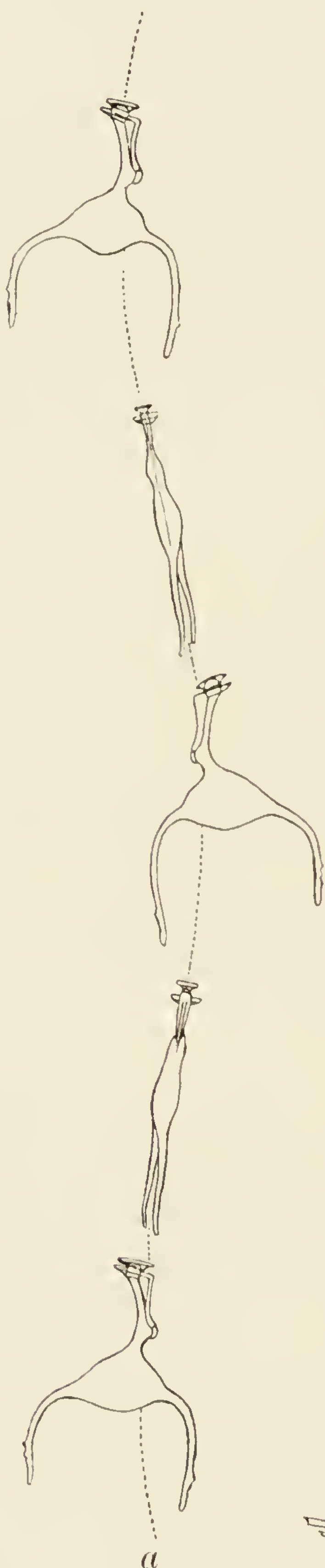
Da Schweben und selbständige Bewegung (durch Cilien und Geißeln) sich in ihrer Wirkung fast aufheben, werden wir bei allen Planktonten mit selbständiger Bewegung zum mindesten eine geringere

Mannigfaltigkeit der Schwebeeinrichtungen erwarten als etwa bei den planktonischen Diatomeen. Als Beispiel könnten viele der Flagellaten (Fig. 97 c, d) herangezogen werden. Bei diesen sind immerhin die stark bewaffneten marinen Warmwasserformen der Peridineen trefflich zum Schweben eingerichtet, aber zugleich auch, wie man annimmt, schlechtere Schwimmer als die einfacher gebauten nordischen Peridineen. Es hat sich gezeigt, daß fast jeder der ozeanischen Ströme seinen speziellen Lebensbedingungen besonders angepaßte Peridineen enthält, wie auch im Süßwasser die reiche Variationsfähigkeit der Ceratien als eine Anpassungserscheinung an die verschiedenartigen lokalen Lebensbedingungen aufgefaßt wurde.

Während die marinen Ceratien sich im Warmwasser im Gegensatz zu den „philisterhaft solid" und einfach gebauten nordischen Formen durch starke Verlängerung, oft auch Verbreiterung der Hörner auszeichnen, vertritt *Amphisolenia* (Fig. 81) den stabförmigen Typus, wie wir ihn bei gewissen Diatomeen schon kennen lernten. *Triposolenia* (Fig. 82 *a*, *b*) vereinigt in sich gewissermaßen die Eigentümlichkeiten der „langhalsigen" Amphisolenien und der sperrigen Ceratien. Sie schraubt sich, wie Kofoid gezeigt hat, mittels Geißelbewegung in gestreckten Spiralen fast senkrecht durchs Wasser nach aufwärts (Fig. 82 a), während beim Absinken der Körper alsbald platt und



Fig. 81. *Amphisolenia thrinax Schütt.* (Nach Schütt.)



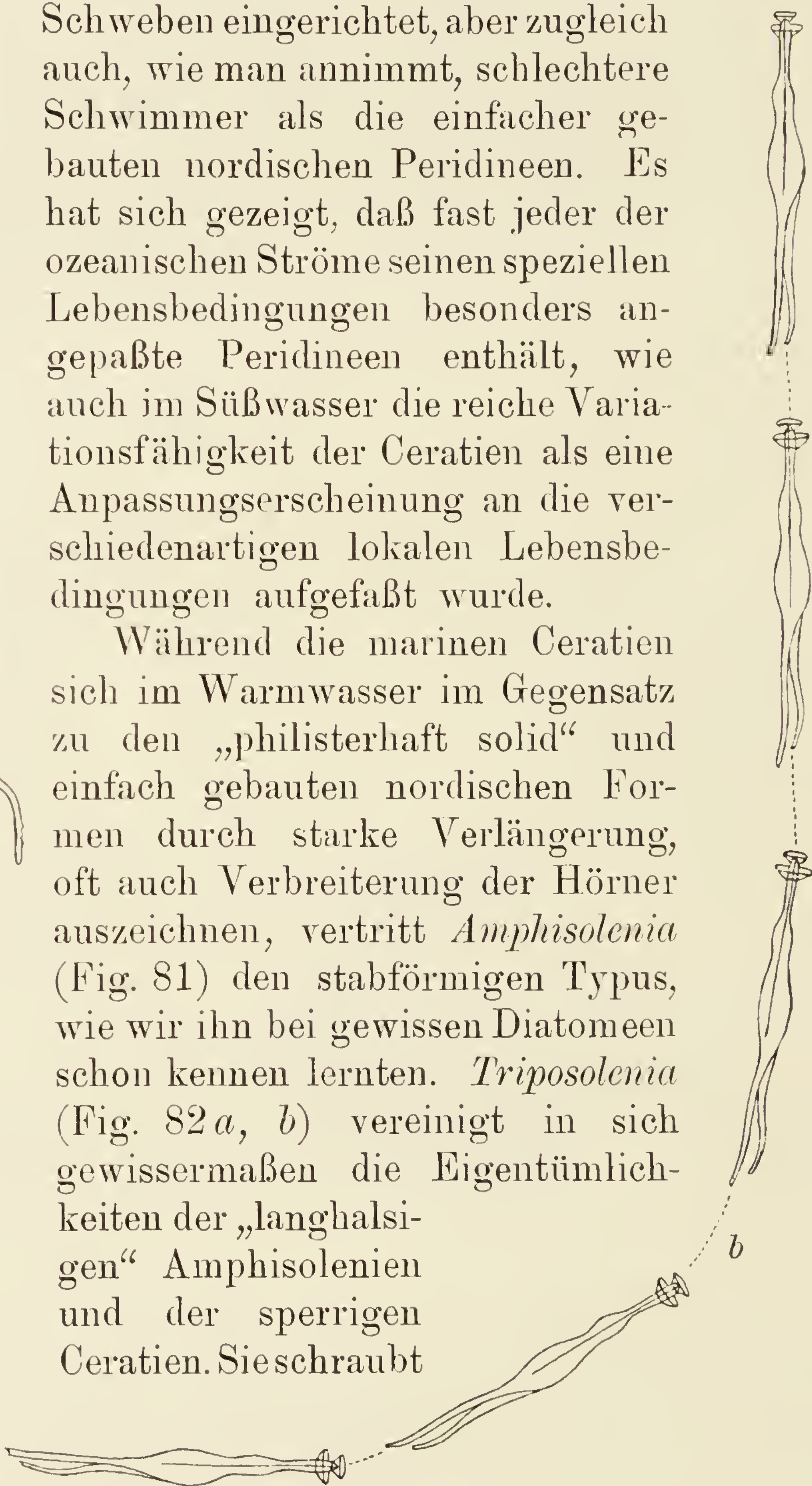


Fig. 82. *Triposolenia sp.* (Nach Kofoid.)
a aufwärts schwimmend; *b* absinkend.

horizontal im Wasser zu liegen kommt, wodurch ein unerwünscht rasches Absinken vermieden wird (Fig. 82 b). Von besonderem Interesse ist die Beobachtung Kofoids, daß zahlreiche Formen von *Ceratium tripos* durch Abschneiden der Hörner, also durch Autotomie, die Schwebfähigkeit vermindern, durch nachträgliche Verlängerung der Hörner, also durch Regeneration, sie zu erhöhen vermögen. Autotomie und Regeneration sind hier ein Mittel, die Tiefenlage, in der die Planktonten schweben, beliebig zu verändern.



Fig. 83. *Ornithocercus splendidus Schütt.* (Nach Schütt.)

Bei *Ornithocercus* (Fig. 83) tritt abermals ein Fallschirm auf. Als Beispiel einer Gallertausscheidung zur Erhöhung der Schwebfähigkeit wird von Schröder *Phaeocystis* angeführt.

Von größter Bedeutung für das Schwebvermögen fast aller Phytoplanktonten ist endlich das fette Öl, während die Landpflanzen als wichtigstes Stoffwechselprodukt die spezifisch viel schwerere Stärke bilden, die den wichtigsten Phytoplanktonten, den Diatomeen und Schizophyceen, durchaus zu fehlen scheint (Wesenberg-Lund).

Nach ungefähr denselben Prinzipien wie beim Phytoplankton sehen wir auch die Schwebfähigkeit des **Zooplanktons** erhöht.



Fig. 84. *Difflugia hydrostatica Zach.* (Nach Zacharias.)

Den Süßwasserrhizopoden (*Arcella, Difflugia*, Fig. 84) dienen zeitweilig im Plasma auftretende Gasvacuolen gewissermaßen als Schwimmblasen, die ihnen ein tychopelagisches Leben ermöglichen. Unter den marinen, echt planktonischen Foraminiferen finden sich zur Erhöhung der Schwebfähigkeit lange Stacheln bei den Orbulinen, Globigerinen (Fig. 85) und Hastigerinen, auch Gallerthüllen konnten bei den beiden zuletzt genannten Gattungen bereits nachgewiesen werden.

Gallertartige Hüllen und Stacheln finden wir auch bei den Heliozoen (Fig. 86).

Höchst mannigfaltig sind auch die Schwebeeinrichtungen der Radiolarien. So besteht der hydrostatische Apparat der Thalassicollen und der koloniebildenden Radiolarien nach Brandt aus einem

dichten, spezifisch leichteren Gallertmantel, der nebenbei auch als Polster oder Puffer beim Anprallen an andere Körper gute Dienste leistet, sowie aus Vacuolen. Letztere, Tropfen wässeriger Flüssigkeit, in denen nach Brandt außer Seesalzen und Stoffwechselprodukten vorzüglich Kohlensäure vorkommen dürfte, treten in Pseudopodien oder in größeren Plasmaansammlungen auf, und durch ihr Entleeren erfolgt eine Vergrößerung des spezifischen Gewichtes und damit ein Absinken der Radiolarien, während Sekretion neuer Vacuolen eine Verringerung des Gewichtes und damit ein Aufsteigen der Tiere bedingt.

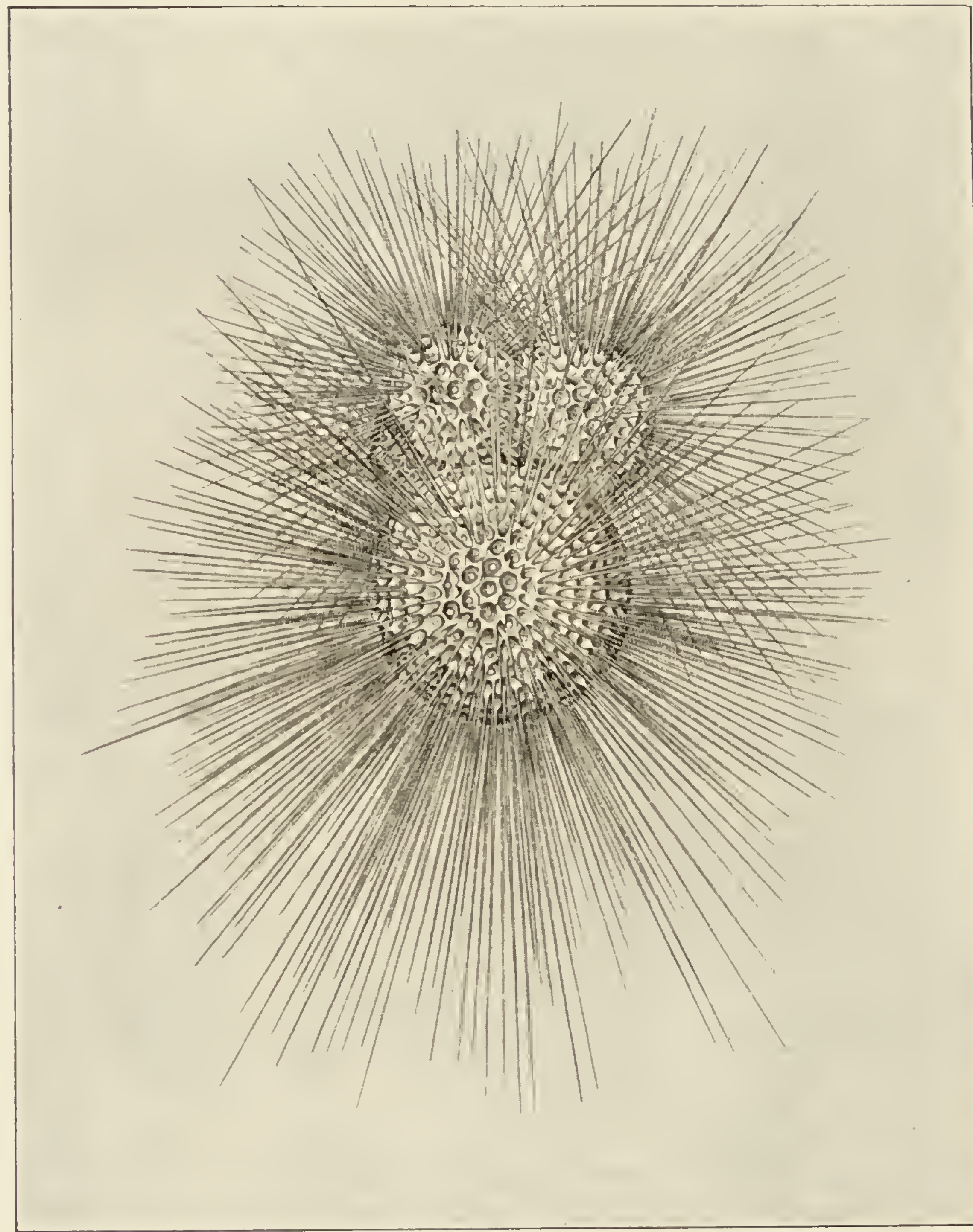


Fig. 85. *Globigerina bulloides d'Orb.* (Aus Zacharias.)

Das Untersinken erfolgt auf Grund äußerer mechanischer, thermischer oder chemischer Reize durch Kontraktion der Pseudopodien, wodurch die Vacuolenwände reißen.

Bei den Acanthariern ist die Gallerte weniger ausgebildet, sie genügt aber, um mit Hilfe der eigenartigen Gallertcilien (Myophrisken oder Myoneme) das Sinken und Steigen der Tiere in ähnlicher Weise wie bei der früher besprochenen Radiolariengruppe zu ermöglichen.

Die 20 Acanthariastacheln sind in bestimmter Weise angeordnet,

z. B. 4 im Äquator, je 4 in den beiden Tropenkreisen, je 4 in den beiden Polarkreisen (Fig. 87).

Bei allen Formen wird aus hydrostatischen Gründen stets der Äquator wagrecht im Wasser liegen, und es werden daher vor allem die

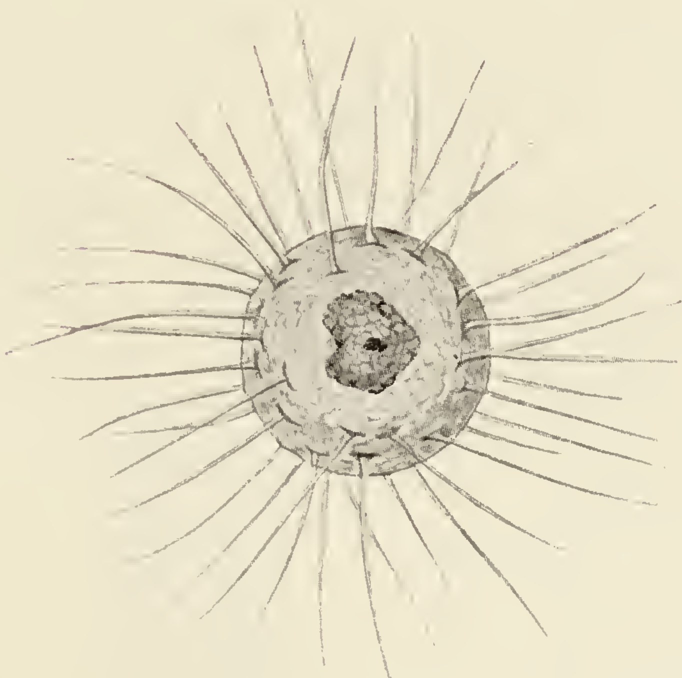


Fig. 86. *Acanthocystis pelagica Ostenfeld.* (Nach Ostenfeld.)

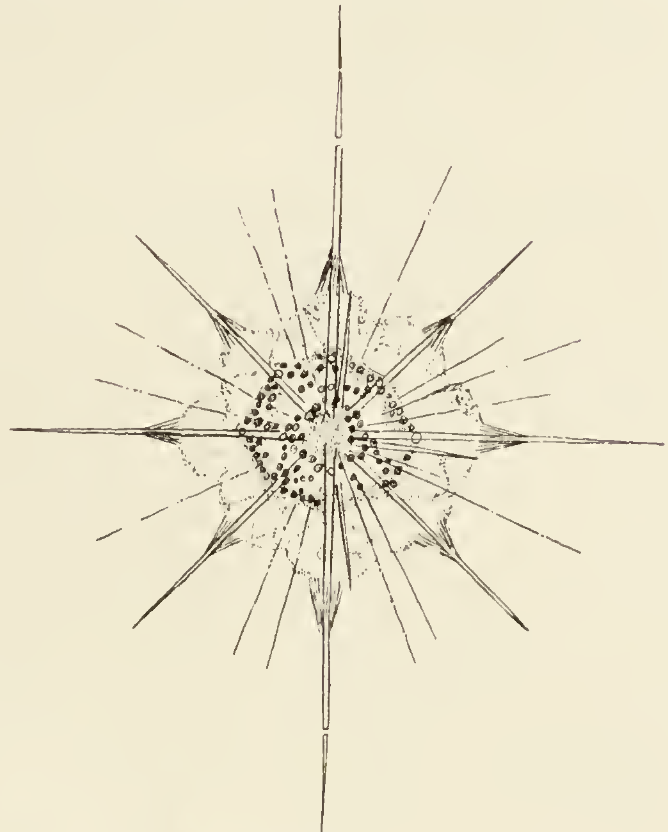


Fig. 87. *Acanthometron pellucidum J. Müller.* (Nach R. Hertwig.)

Äquatorialstacheln, die dem Wasser vermöge ihrer Stellung die größte Fläche entgegenstellen können, besonders in Größe und Breite, sowie bezüglich der Stachelanhänge (Flügel) ausgebildet werden. So wird

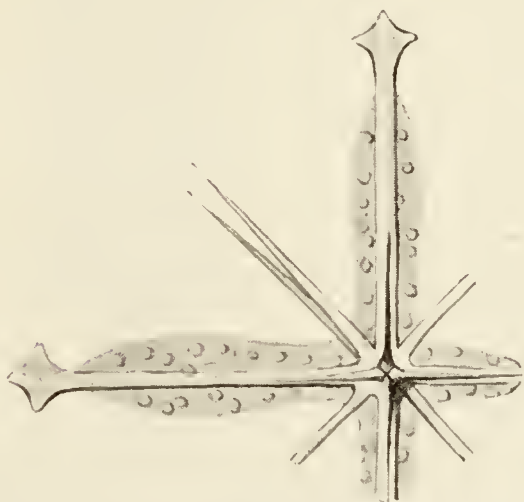


Fig. 88. *Lithoptera fenestrata J. Müller.* (Nach Popofsky.)

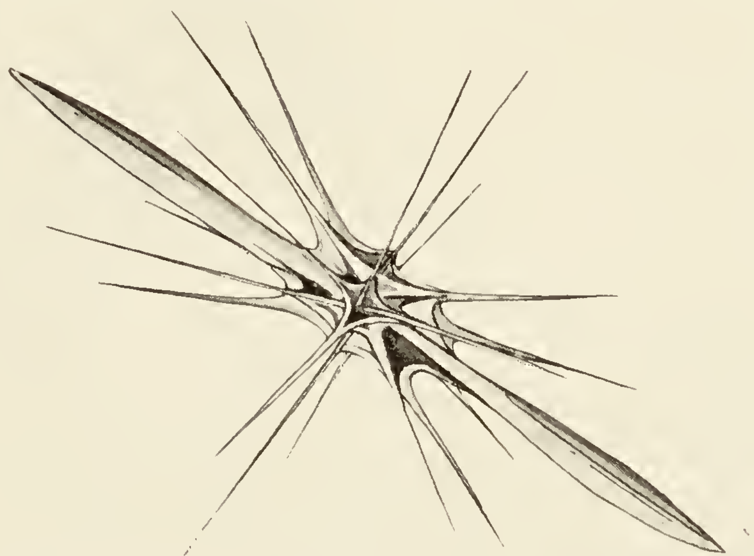


Fig. 89. *Amphilonchidium nationalis Pop.* (Nach Popofsky.)

bei dem Acanthostauridentypus dadurch, daß 4 Äquatorialstacheln bedeutend größer und breiter sind als die übrigen Stacheln, die Annäherung an die Linsen- oder Schalenform erreicht (*Lithoptera*, Fig. 88).

Dadurch, daß nur zwei Äquatorialstacheln bedeutend in die Länge

wachsen, kommt die besonders schwebfähige Nadel- oder Walzenform bei dem Amphilonchidentypus zustande (Fig. 89).

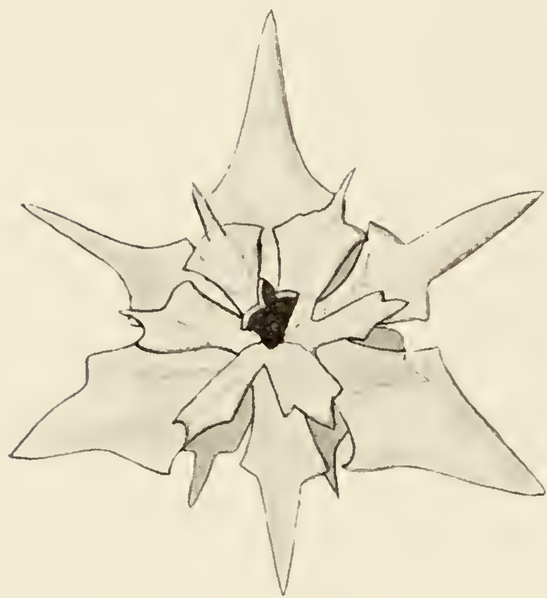


Fig. 90. *Rosetta elegans Pop.* (Nach Popofsky.) (Nördliche Polansicht.)

In ähnlicher Weise wie die Architektonik des ganzen Skelettes läßt sich auch der Bau der einzelnen Stacheln viel besser verstehen, wenn wir ihre Bedeutung für die Erhöhung der Schwebfähigkeit und daneben Vergrößerung der Angriffsfläche horizontaler Stromkräfte (zur Ausbreitung der Art) in Rücksicht ziehen. Diesen Doppelzweck werden vierflüglige Stacheln besser erfüllen als dreiflüglige; letztere fehlen tatsächlich bei allen Acanthometriden. Auch das Vorkommen breiter, zweischneidiger Stacheln haben wir als Anpassungserscheinung aufzufassen (Fig. 90).

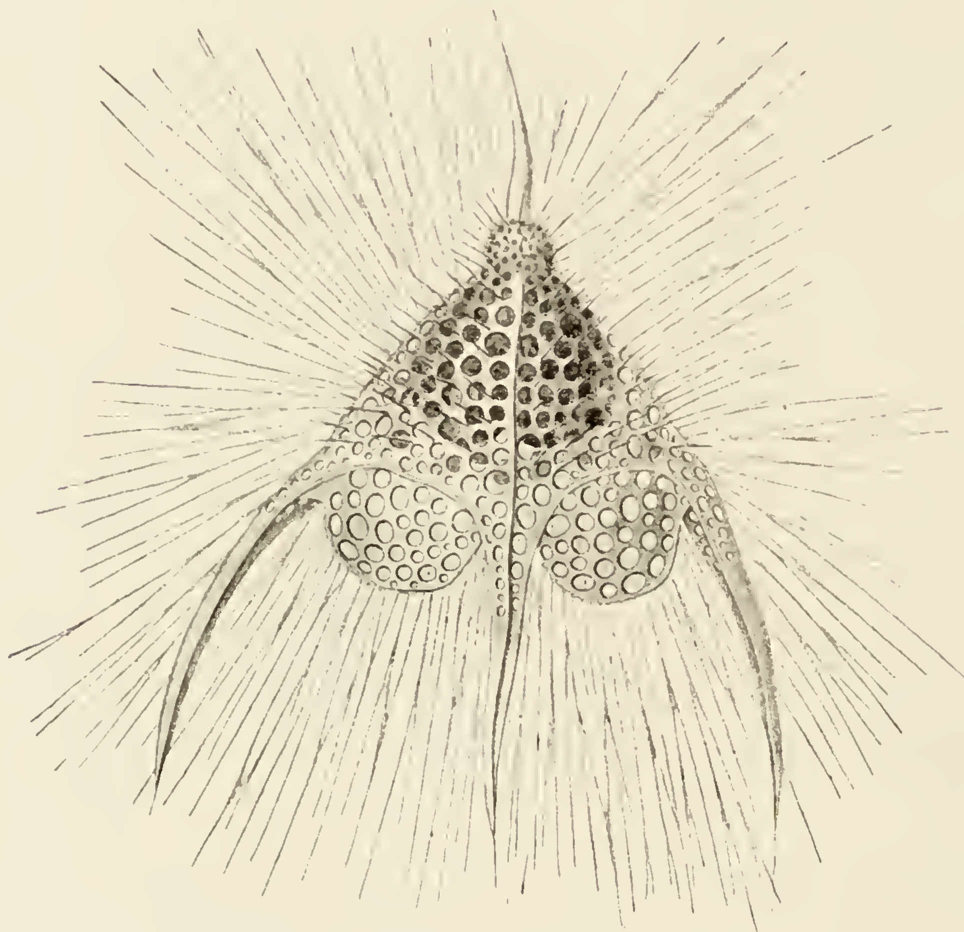


Fig. 91. *Pterocanium* (*Dictyopodium*) *trilobum Haeckel.* (Aus Zacharias.)

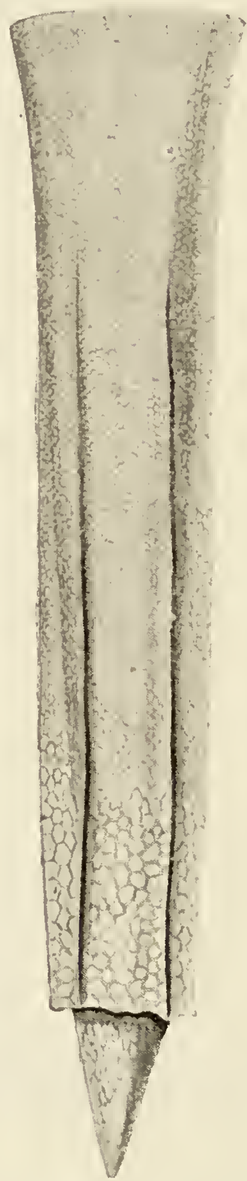


Fig. 92. Gehäuse von *Xystonella armata Brandt* (von den Tongainseln.) (Nach Brandt.)

Daß schließlich die richtige Orientierung des Individuums im Wasser, z. B. die Horizontalstellung der Äquatorialstacheln, wirklich von Bedeutung für das Tier ist, erhellt aus gewissen pathologischen

Veränderungen, die zuweilen im Skelettbau auftreten und die das Gleichgewicht des schwebenden Tieres stören würden; in diesen Fällen wird nach Popofsky durch Ausscheidung von Skelettsubstanz an einem entsprechend anderen Orte des Skelettes die durch Verletzungen veranlaßte Schwerpunktsverlagerung zu kompensieren versucht.



Fig. 93.
Pelagia noctiluca Pér. Lsr. (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz.)

Bei dem einachsigen Skelett der *Monopylea* (= *Nasselaria*, Fig. 91) liegt der Schwerpunkt so, daß die Hauptachse senkrecht im Wasser steht. Das Skelett ist daher nach Brandt mehr zum Sinken und Steigen eingerichtet als zur Vermehrung der Schwebfähigkeit.

Die Gitterkugeln der Tripyleen (= *Phaeodaria*) sind entweder genau kugelig oder wie bei Sagenoscenen birnförmig, und es legt nach Haecker „schon die Ähnlichkeit mit einem Luftballon den Gedanken nahe, daß diese Körperform mit einem gewissen Steigvermögen im Zusammenhang steht“.

Unter den Ciliaten besitzt das Gehäuse der Tintinnen (Fig. 92) bei großer Fläche ein verhältnismäßig geringes Gewicht und dient in manchen Fällen wohl nicht nur zum Schutz, sondern auch zur Vergrößerung des Reibungswiderstandes. Bezüglich der Struktur des Gehäuses hat Biedermann die Vermutung ausgesprochen, daß das Innere der kleinen und kleinsten Kämmerchen hohl oder zum mindesten mit einer Substanz erfüllt ist, die spezifisch leichter ist als diejenige der Kammerwände.

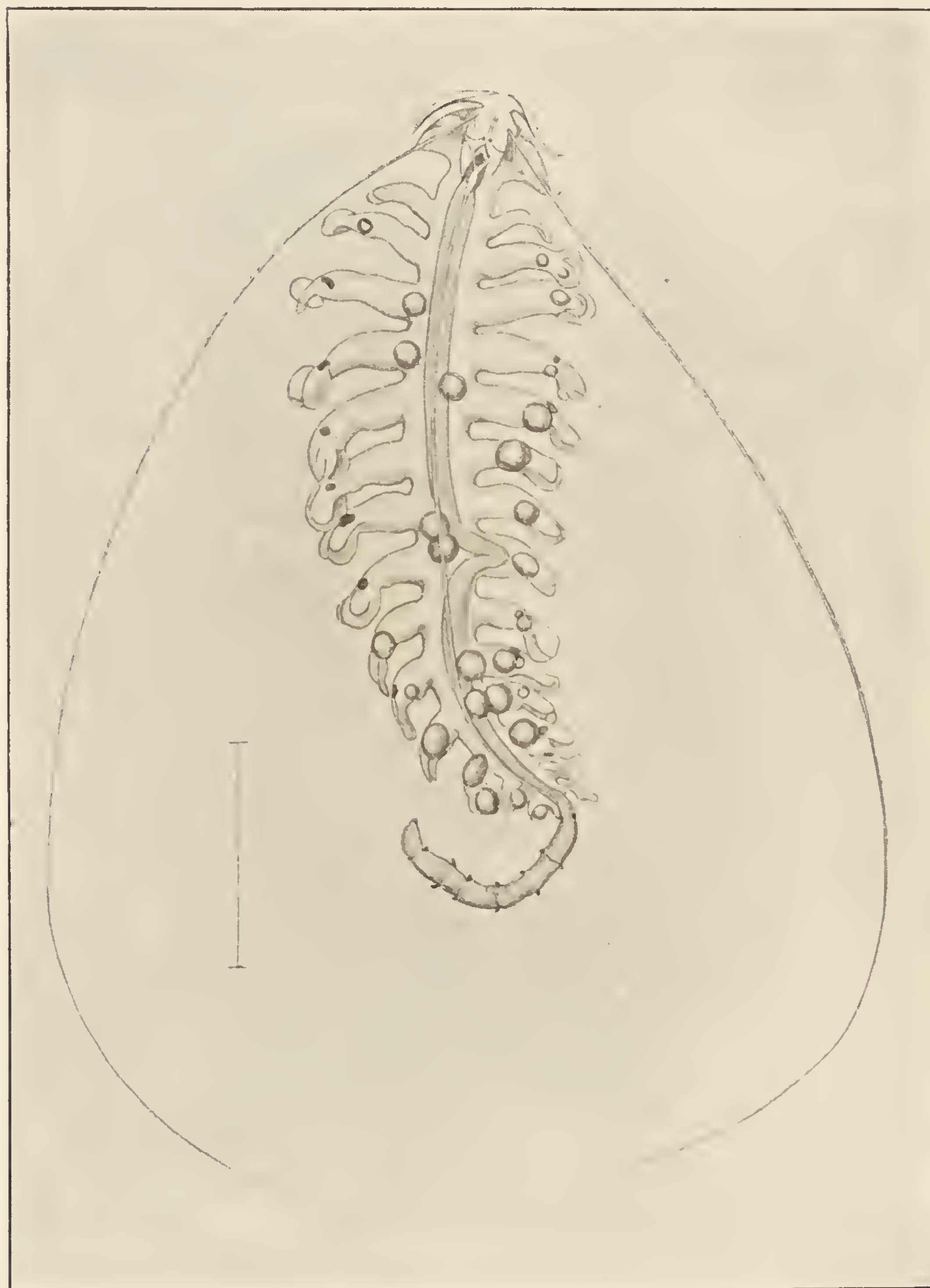


Fig. 94. *Tomopteris euchaeta Chun.* (Nach Chun.)

Bei der Besprechung der den planktonischen Metazoen zukommenden Schwebeeinrichtungen können wir uns kürzer fassen; sind sie doch für manche Gruppen, so für die Staatsquallen so charakteristisch, daß diese Anpassungserscheinungen als allgemein bekannt vorausgesetzt werden können.

Bei allen planktonischen Coelenteraten fällt das lockere, gallertige Gefüge der Gewebe, ihr hoher Wassergehalt auf; so berichtet Kruckenberg, daß er bei einigen craspedoten Medusen des Triester Golfes 95,34—96,3 % Wasser nachweisen konnte. Zuweilen wird das umbrellare Gallertgewebe sehr voluminös wie bei *Aequorea* und hat dann wohl auch noch als Polster oder Puffer zu dienen. Einige craspedote Medusen sollen sogar spezifisch leichter sein als das Wasser, denn Eimer und Brandt behaupten

daß z. B. Aurelien, wenn sie ihre Bewegungen einstellen, ganz langsam bis unmittelbar an die Oberfläche emporsteigen.

Wesentlich förderlich für die Erhöhung der Schwebfähigkeit ist endlich die Körperform der erwähnten Medusen: Scheiben- und Schirmform (Fig. 93) ist vorherrschend, während die Körperform der Ctenophoren sich auf ein Sphäroid zurückführen läßt. Bei den Cestiden erscheint der Körper in der Sagittalebene bandförmig ausgezogen, bei den Beroiden sackförmig, seitlich komprimiert. Als Schwebeapparate der Siphonophoren endlich finden wir kontraktile Schwimmglocken, Gasbehälter und große Luftflaschen, sowie große, über Wasser tauchende Gasballons, die, vom Winde getrieben, eine passive, seitliche Bewegung ermöglichen.



Fig. 95. *Mitraria skifera Haecker.* (Nach Haecker.)

Unter den planktonischen Würmern treffen wir kugelige Körpergestalt bei Rotatorien und vielen Larvenformen *(Trochophorastadium)*, scheibenförmig abgeplattet erscheinen die Turbellarien, *Pelagonemertes, Tomopteris* (Fig. 94).

Als Schwebeeinrichtungen zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung lassen sich wohl die larvalen, langen Borsten der Polychaetenlarven deuten, soweit sie nicht, wie dies schon Joh. Müller für die *Mitraria*-Larve (Fig. 95) vermutete, nebenbei auch noch zum Schutze des weichen Körpers dienen.



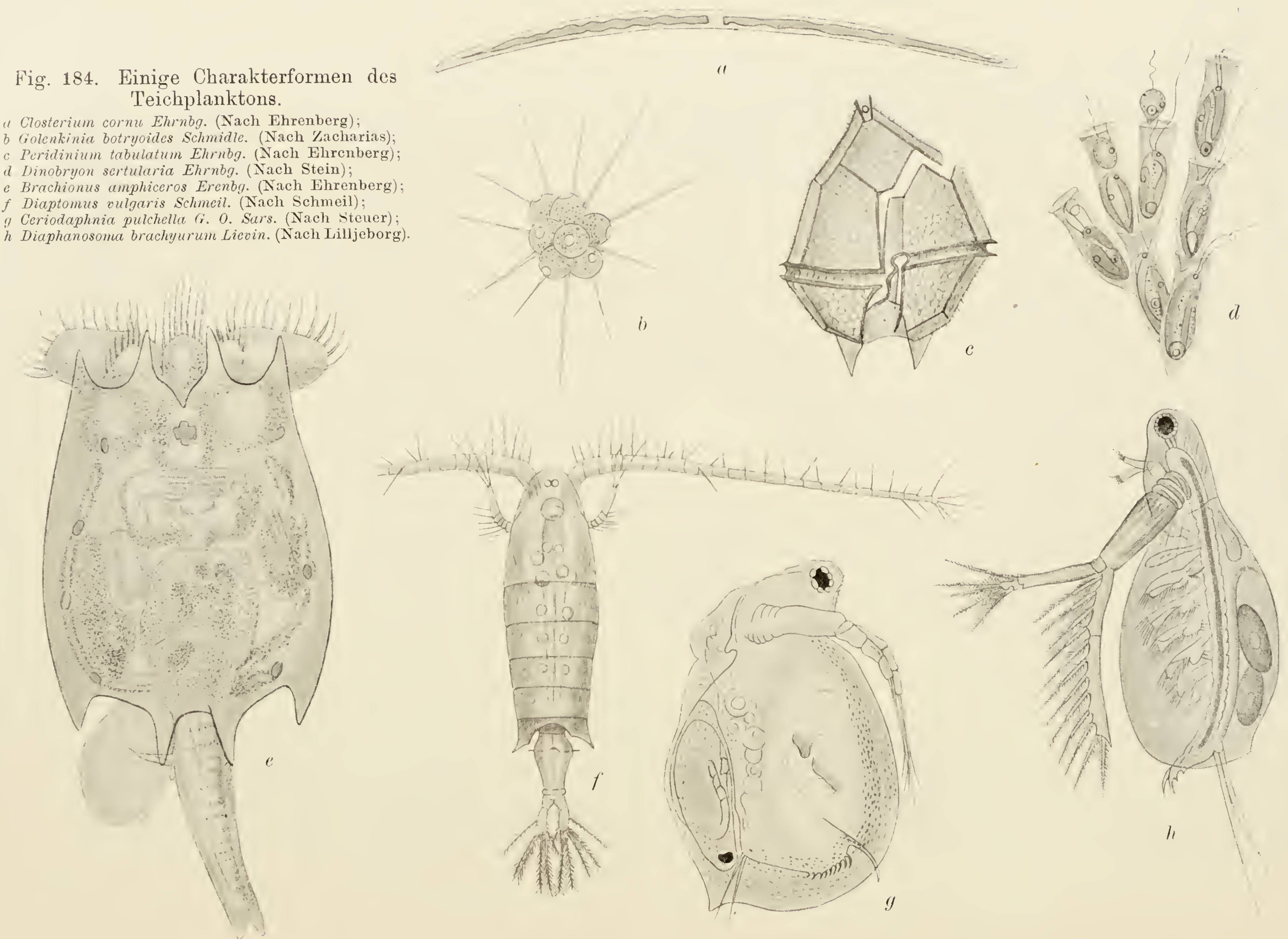
Fig. 96. *Notholca longispina Kell.* (Nach Hudson and Gosse.)

Auch an planktonischen Wurmeiern sind Schwebeeinrichtungen beobachtet worden. So verhelfen z. B. nach Voigt und Zacharias Gallerthüllen, Öltropfen, von der Schale ausstrahlende Borsten den Eiern der Synchaeten zu pelagischem Schweben.

Doch werden lange Borsten, Dornen u. dgl. nicht ausschließlich als zur Vergrößerung der Oberfläche dienend gedeutet. Nach Burckhardt

Fig. 184. Einige Charakterformen des Teichplanktons.

a *Closterium cornu Ehrnbg.* (Nach Ehrenberg);
b *Golenkinia botryoides Schmidle.* (Nach Zacharias);
c *Peridinium tabulatum Ehrnbg.* (Nach Ehrenberg);
d *Dinobryon sertularia Ehrnbg.* (Nach Stein);
e *Brachionus amphiceros Erenbg.* (Nach Ehrenberg);
f *Diaptomus vulgaris Schmeil.* (Nach Schmeil);
g *Ceriodaphnia pulchella G. O. Sars.* (Nach Steuer);
h *Diaphanosoma brachyurum Lievin.* (Nach Lilljeborg).



sollen z. B. die vier Dornen der *Notholca* (Fig. 96) „in ausgezeichneter Weise dazu dienen, dem Tiere bei der Lokomotion die nötige Stabilität in der Richtung zu geben. Erinnert uns doch," meint Burckhardt, „*Notholca* vollständig an ein unterseeisches Boot, das am Vorderende eine ungeheuere Schraube trägt". Jedenfalls sind Stacheln bei planktonischen Rotatorien sehr häufig *(Anuraea, Triarthra, Polyarthra)*, während die zum Anheften dienenden Organe rückgebildet sind oder ganz fehlen *(Ascomorpha, Synchaeta, Hudsonella, Anuraea, Notholca, Triarthra, Polyarthra)*. Dagegen zeigt sich das Wimperorgan überall in höchster Vollendung (Fig, 97 e). Zu Gallertbildungen kommt es bei Melicertiden und Floscularien. Die Gallerte ist bei *Mastigocerca setifera* Lauterb., dem am besten an das Planktonleben angepaßten Rädertier, außen scharf abgegrenzt, bei der farbenprächtigen *Hudsonella pygmaea* (Calm.) lockerer, wasserreicher (Lauterborn).

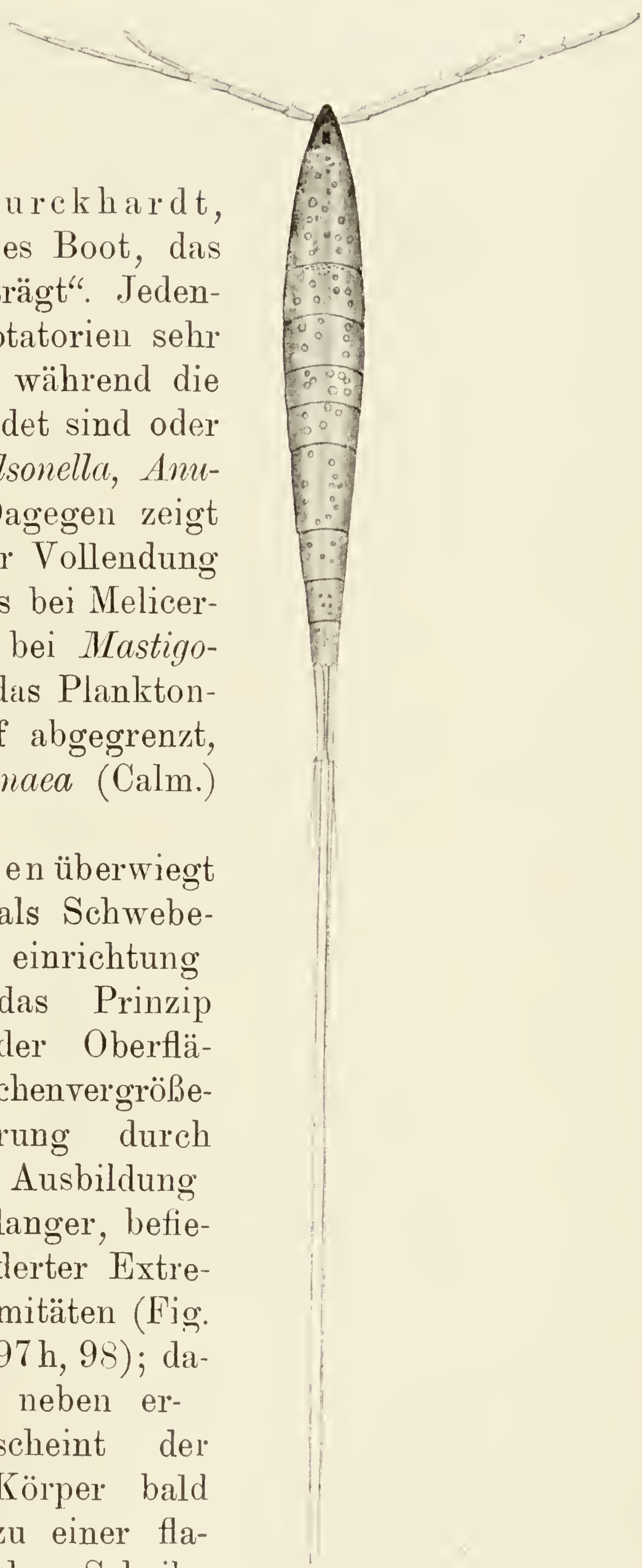


Fig. 99. *Setella gracilis Dana* ♀. (Nach Giesbrecht.)

Unter den planktonischen Arthropoden überwiegt als Schwebeeinrichtung das Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch Ausbildung langer, befiederter Extremitäten (Fig. 97 h, 98); daneben erscheint der Körper bald zu einer flachen Scheibe plattgedrückt, bald wieder zu einem langen Stabe ausgebildet (Fig. 99). Ölkugeln in den Geweben tragen außerdem vielfach zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bei.



Fig. 98. *Augaptilus filigerus Claus.* (Aus Zacharias.)

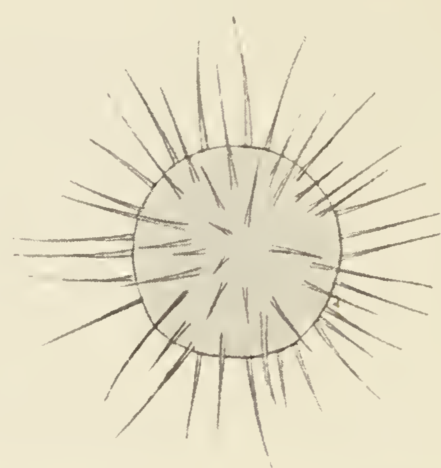


Fig. 101. *Ovum hispidum hystrix (Cleve) von Centropages hamatus (Lillj.)* aus der Kieler Bucht. (Nach Lohmann.)

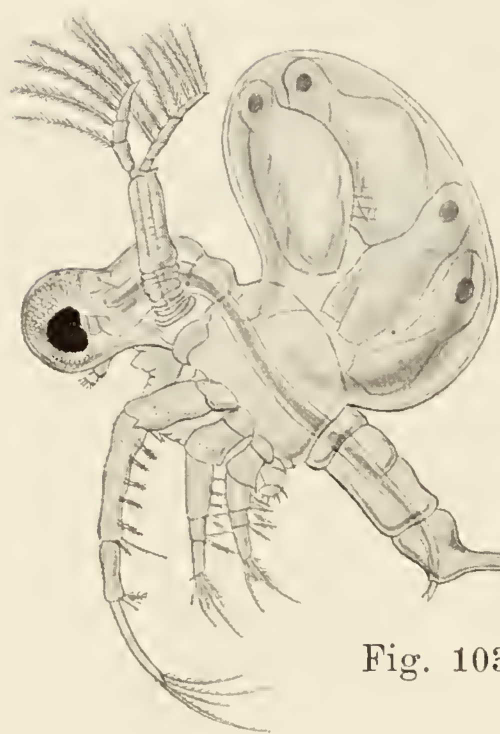


Fig. 103. *Bythotrephes longimanus Leydig var. brevimanus Lilljeborg.* (Nach Lilljeborg.)

Fig. 100. *Sapphirina ovatolanceolata Dana* ♀. (Nach Haeckel.)

Fig. 104. *Pleuromamma abdominalis (Lubb.)* ♂. (Nach Giesbrecht.) Vom Rücken gesehen, mit Ölkugeln im Vorderrumpf.

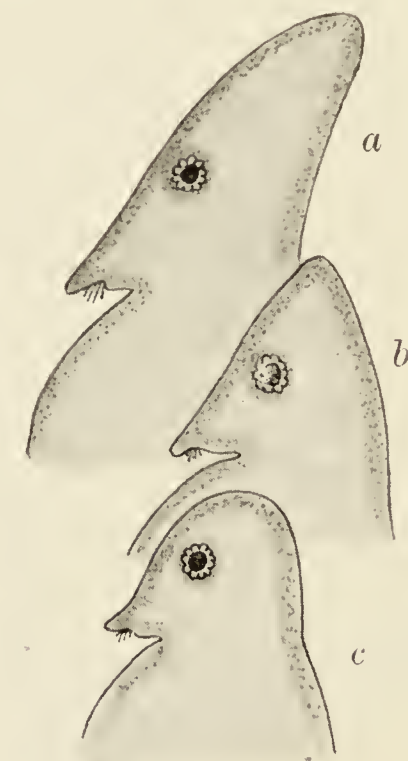


Fig. 102. Kopfform von *Hyalodaphnia cristata.* (Nach Zacharias.)

a während des Sommers,
b während des Herbstes,
c während des Winters.

Chun hat nachgewiesen, daß die Öltropfen der Entomostraken auch anderen Organismen, nämlich Siphonophoren, die sich von niederen Krebsen ernähren, zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes dienen.

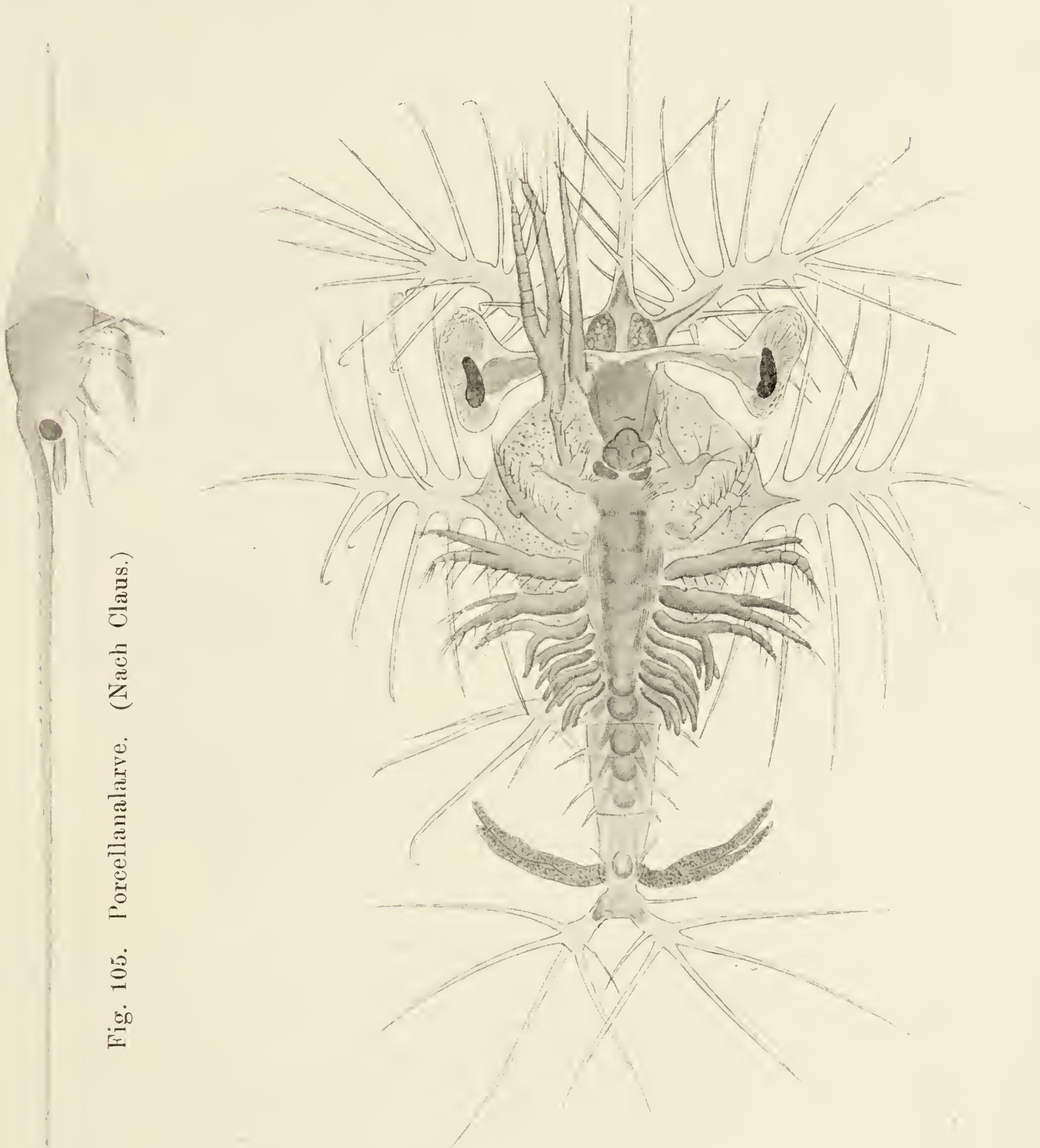


Fig. 105. Porcellanalarve. (Nach Claus.)

Fig. 106. Älteste Zoëa von Sergestes *(Elaphocaris)*. (Nach Claus.)

Die Copepoden hinwiederum verdanken die Ölkugeln dem Phytoplankton, von dem sie sich ernähren.

Unter den drei im Süßwasser lebenden Copepodenfamilien, den

Harpacticiden, Cyclopiden und Centropagiden, erweisen sich die zuletzt genannten als an die schwebende Lebensweise am besten angepaßt und zwar sowohl infolge der langen, wie eine Balancierstange horizontal gestellten, ersten Antennen als auch nach Graeter wegen des im Verhältnis zum langen Cephalothorax bedeutend kürzeren Abdomens (Fig. 97 f). Unter den haliplanktonischen Calaniden imponieren einige durch ihre langen Fiederborsten (Fig. 98), die wie ein Fallschirm

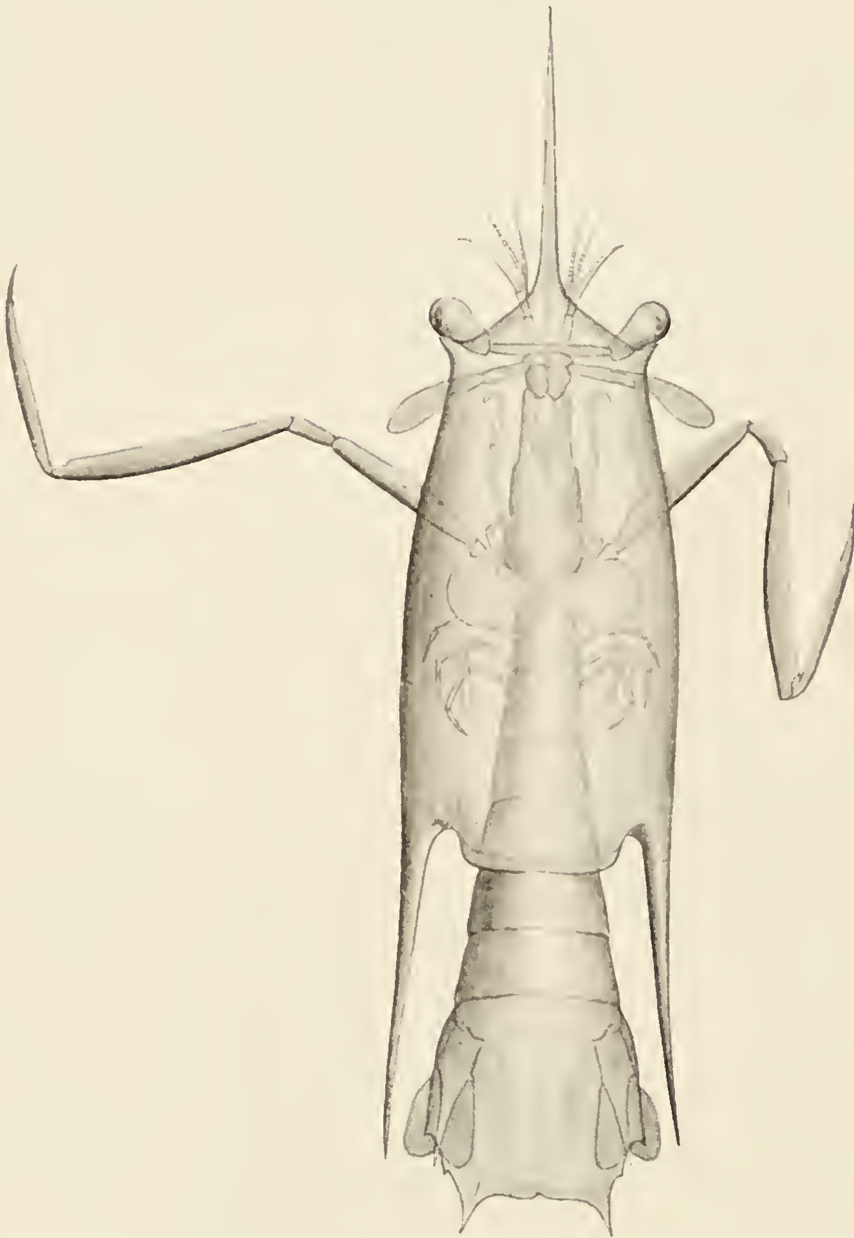


Fig. 107.
Stomatopodenlarve (Original).

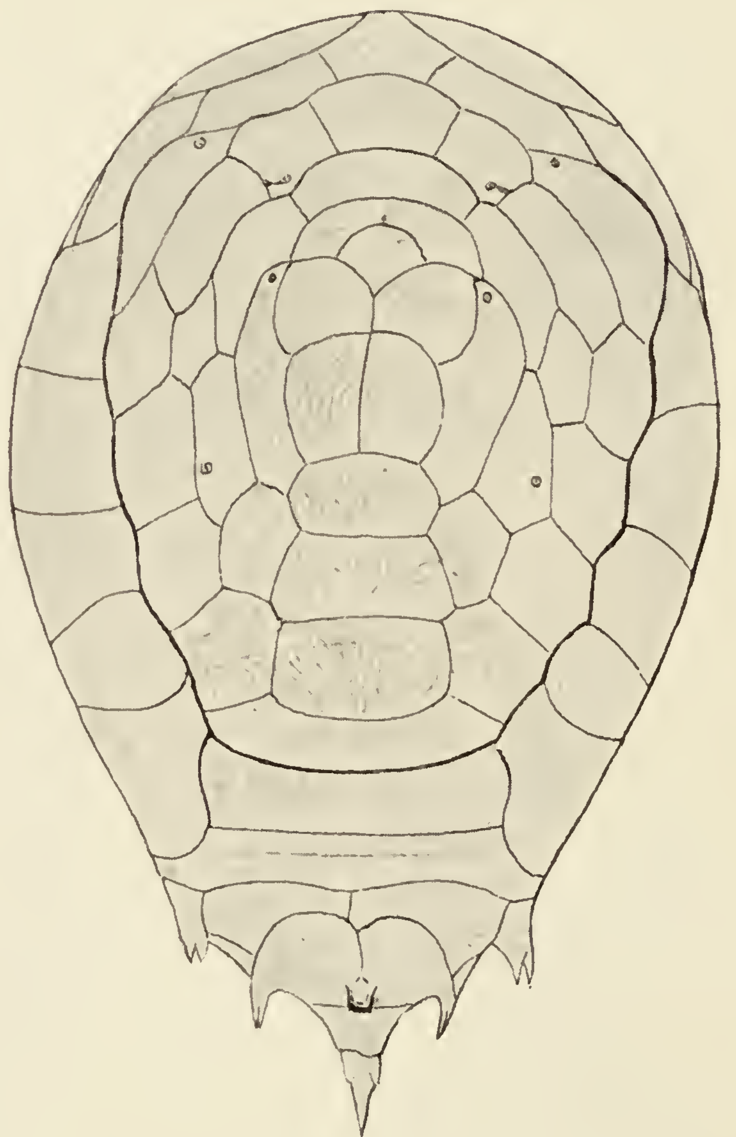


Fig. 108. *Proteolepas hanseni Steuer;* Nauplius von der Rückenseite gesehen. (Nach Steuer.)

wirken; die haliplanktonischen Harpacticiden sind langgestreckt, stabförmig (Fig. 99), die hemiparasitischen Corycaeiden oft wie papierdünne Plättchen (Fig. 100).

Zur Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit dienen dem gemeinsten Copepoden der Elbemündung, *Eurytemora affinis*, lange Flügel am Hinterende des Cephalothorax. Timm macht darauf aufmerksam, „daß die nicht völlig entwickelten Weibchen, selbst wenn sie schon mit Spermatophoren besetzt sind, noch abgerundete Flügelstummel haben,

die ihre dreieckige Form erst voll entwickeln, wenn das Abdomen des Tieres mit dem großen Eiballen beschwert wird. Ebenso fehlen die Flügel auch den Männchen, die ja unbeschwert von der Last der

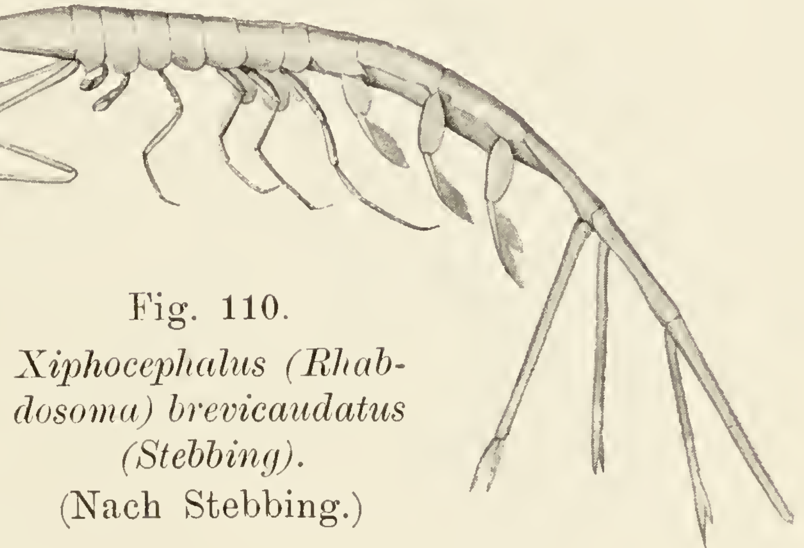


Fig. 110.
Xiphocephalus (Rhabdosoma) brevicaudatus (Stebbing).
(Nach Stebbing.)

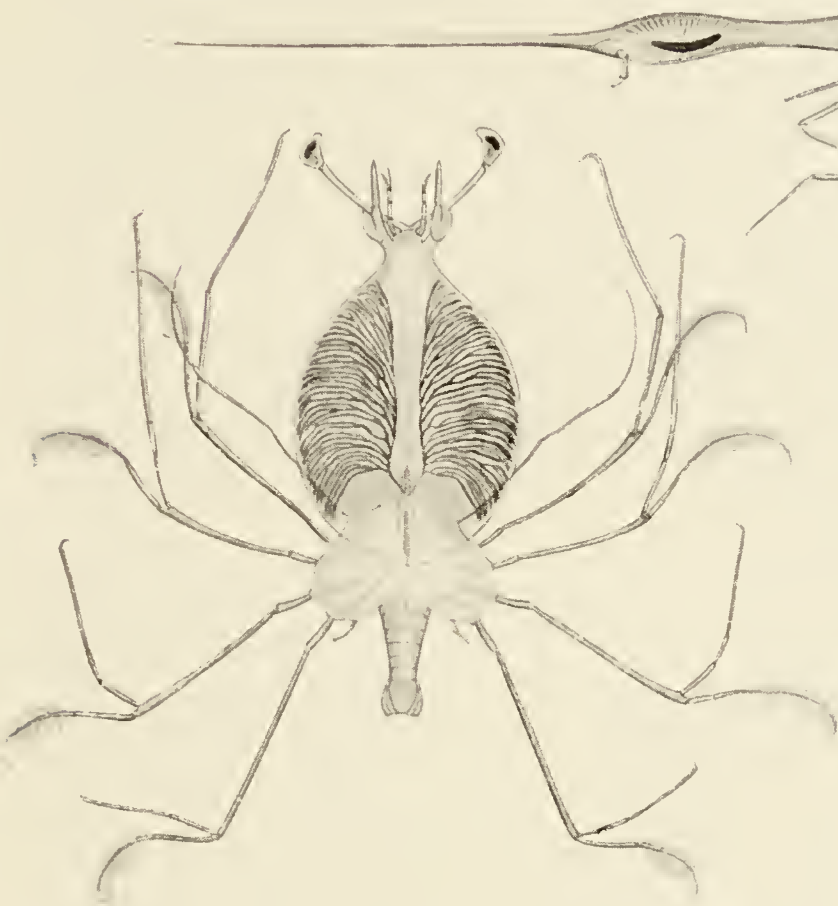


Fig. 109.
Larve von *Scyllarus sp.* aus Westindien.
(Nach Praep. v. Doflein. Original.)

Nachkommenschaft durchs Leben ziehen.“

Daß auch Copepodeneier an das Schweben im Wasser angepaßt sein können, zeigt das Stachelei des *Centropages* (Fig. 101).

Unter den Cladoceren sind z. B. die oft bizarren Helme der Hyalodaphnien als Wasserbrecher gedeutet worden (Fig. 102); *Bythotrephes* repräsentiert mit seinem langausgezogenen Hinterleib wieder den Stabtypus (Fig. 103).

Wenn wir endlich im Anschluß an Woltereck die Crustaceen nach solchen morphologischen „Schwebeprinzipien“ gruppieren, erhalten wir folgende Übersicht:

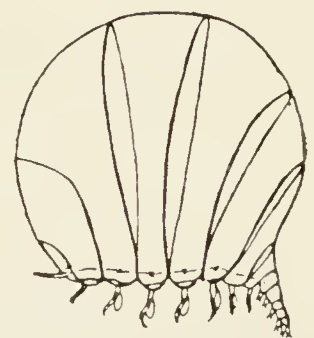


Fig. 111. *Mimonectes steenstrupi Bov.* (Nach Bovallius aus Chun.)

1. Bildung spezifisch leichter Stoffe (Öltropfen), ohne besondere Formänderung. Beispiel: viele Copepoden (Fig. 104).

2. Bildung von langen, unverästelten, meist rauhen Stacheln. Beispiel: *Porcellana*-Larve (Fig. 105).

3. Bildung eines Gestrüppes verzweigter Stacheln. Beispiel: *Elaphocaris*-Larven von *Sergestes* (Fig. 106).

4. Fallschirmartige Verbreiterung des Thoraxschildes. Beispiel: Larve von *Squilla* (Fig. 107).

5. Umbildung des Körpers zu einer dünnen und breiten Platte. Beispiel: Nauplius von *Proteolepas,* einem Cirriped (Fig. 108).

6. Umbildung des Körpers zu einer horizontalen, dünnen und

breiten Platte mit gleichzeitiger Verlängerung der Extremitäten, die in der Ruhe gespreizt getragen werden. Beispiel: *Phyllosoma*-Larve der Loricaten (Fig. 109).



Fig. 112. Seitenansicht eines jungen *Thaumatops*-„*Physosoma*" (α-Larve). (Nach Woltereck.) Die Beine des Peräon sind fortgelassen. Herz fein punktiert, Darm schraffiert. Etwa 5fache Vergr.

7. Umbildung des Körpers zu einem langen Stab. Beispiel: *Xiphocephalus* (= *Rhabdosoma*, Fig. 110).

8. Umbildung von Kopf und Thorax zu einer gemeinsamen Hohlkugel. Beispiel: *Mimonectes* (Fig. 111).

9. Blasenartige Auftreibung des Peräon von der des Kopfes gesondert. Beispiel: *Physosoma*-Larven von *Thaumatops* (Fig. 112).

Unter allen Insekten sind die *Corethra*-Larven wegen des Baues ihres Tracheensystems wohl die einzigen, die imstande sind, in den mittleren und tiefen Wasserschichten der Teiche sich zu Hause zu fühlen. Bei ihnen hat sich das Respirationsorgan zu einem hydrostatischen Apparat von wunderbarem Bau umgestaltet. Wesenberg-Lund hat gezeigt, wie *Culex* — *Mochlonyx* — Teichcorethren — Seencorethren eine Anpassungsreihe in bezug auf das Planktonleben der Larven darstellen.



Fig. 113. *Echinospira*-Larve. (Nach Simroth.)

Unter den Mollusken mag zunächst auf die planktonischen Gastropoden hingewiesen sein. Die Janthinen (Farbentafel Fig. 2) bilden sich aus dem erhärtenden Sekret der Fußdrüse unter Aufnahme von Luftblasen ein Floß, das ihnen und ihrer Brut das Schweben im Meere ermöglicht.

Bei den Gastropodenlarven findet Simroth folgende Faktoren, die zur Erhöhung der Schwebfähigkeit beitragen:

1. Die Schalen sind meist rein conchiolinös; kommt Kalk dazu, so genügt ein strukturloses Durchdringen.

2. Die Außenschale *(Scaphoconcha)* wird erweitert, so bei *Echinospira* (Fig. 113).

3. Die Mündung der Schale wird vergrößert, und auch die Kammerung in den oberen Umgängen derselben trägt zur Schwimmfähigkeit bei.

4. Es kommt zur Bildung seitlicher Mündungsflügel.

5. Außen an der Schale treten als Oberflächenvergrößerung Reihen von Zähnen (Fig. 113), Stacheln und Haaren auf.

6. Endlich erfolgt zugleich mit einer Reduktion des Vorderkörpers und der Sohle eine mächtige Entfaltung der Velarfortsätze.



Fig. 114. *Atlanta peroni Lsr.* (Nach Gegenbaur.)

Die Schalen der Heteropoden sind zart, aber groß und scheibenförmig abgeplattet und gekielt bei *Atlanta* (Fig. 114), um dem Wasser wenig Widerstand entgegenzusetzen, rudimentär bei *Carinaria* (Fig. 115) und endlich in Wegfall gekommen bei *Pterotrachea* (Fig. 116).



Fig. 115. *Carinaria mediterranea Pér. Les.* (Originalzeichnung).

Während unter den schwebenden Opistobranchiern die Limaciniden mit ihren dünnen, den Schneckenschalen ähnlichen Gehäusen nach Brandt zu kräftigen Ruderbewegungen in horizontaler Richtung fähig sind und schräg im Wasser emporsteigen, sind die übrigen Pteropoden

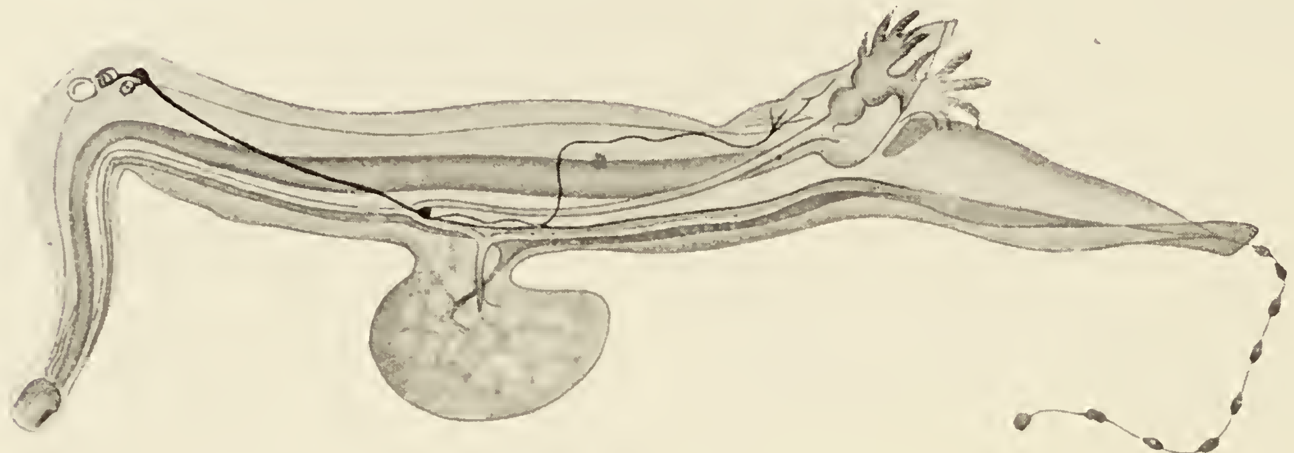


Fig. 116. *Pterotrachea (Firola) coronata Forsk.* (Nach Leuckart aus Lang.)

mit ihren nach unten nadelförmig zugespitzten, im Querschnitt kreisrunden oder abgeplatteten Schalen weniger zum freien Schweben als vielmehr zu Bewegungen in vertikaler Richtung geeignet.

Im allgemeinen machen die Schwimmbewegungen vieler Pteropoden einen sehr unbeholfenen Eindruck. Namentlich die lange Schale der *Creseis* ist nach Schiemenz für das Schwimmen eine möglichst ungünstige: sie pendelt beständig hin und her, und wir können nun sehen, daß die anderen Pteropoden zu einer besseren Anpassung an das Schweben im Wasser nach ganz verschiedenen Richtungen hin Schritte getan haben. Als solche Anpassungserscheinungen sind mit Schiemenz aufzufassen:

1. Fortschreitende Verkürzung der Schale.

2. Krümmung der Schalenspitze nach unten, wodurch bei seitlichem Wasserdruck eine Hebung derselben und damit eine allmähliche

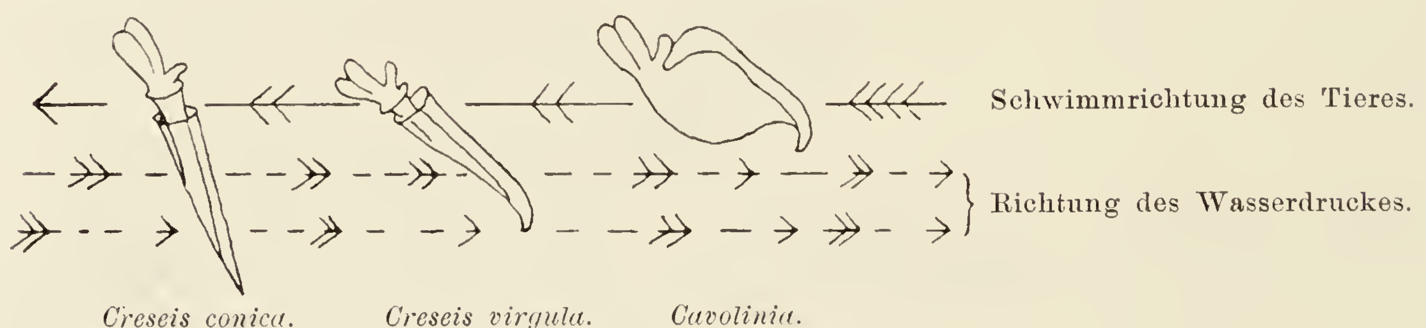


Fig. 117. Schwimmende Pteropoden. (Nach Schiemenz.)

horizontale Lagerung des Körpers im Wasser erzielt wird. Die oben stehenden Abbildungen (Fig. 117) sollen die drei Etappen dieser Anpassung an drei Pteropodentypen illustrieren.

3. Verbreiterung der Schale.

4. Abkammerung der Schalenspitze und Anfüllen derselben mit Luft.

5. Endlich scheinen auch die Schleimhüllen, die zuweilen die vordersten Dreiviertel der Schale umhüllen, das Schweben der Tiere zu erleichtern.

Seitlich kompreß ist der Körper der ausschließlich pelagisch lebenden Phyllirhoiden (Fig. 118); dem mit gefiederten, flossenartigen

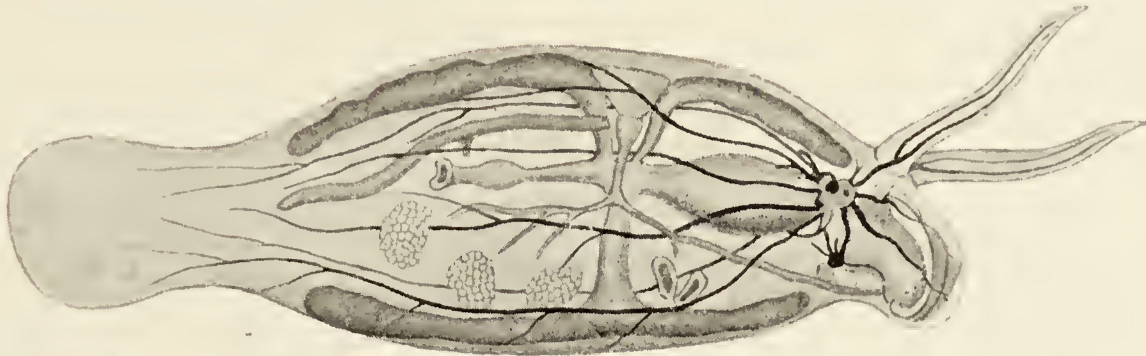


Fig. 118. *Phyllirhoë bucephalum Lsr.* (Nach Souleyet aus Lang, modifiziert.)

Seitenfortsätzen ausgestatteten *Glaucus* (Farbentafel Fig. 3) sollen regelmäßig vorkommende Darmgase das Schweben erleichtern.

Nur ein Lamellibranchiate lebt vollkommen, auch im ausgewachsenen Zustande, planktonisch; es ist das die marine Muschel *Planktomya henseni* Simroth (Fig. 119); der stark rückgebildete Fuß (eine Folge des Nichtgebrauches), die nicht verkalkte Schale und die zahlreichen Fettkügelchen im Mantel sind als Anpassung an das pelagische Leben zu deuten.



Fig. 119. *Planktomya henseni Simroth.* (Nach Simroth.)



Fig. 120. *Trochophoralarve von Dreyssensia polymorpha Pall.* (Nach Meisenheimer.)

Dünne, noch kalkfreie Schalen, die anfangs wie ein kleiner Sattel dem trochophoraähnlichen, mit Wimperkränzen versehenen Körper aufsitzen, und der mächtige Velarapparat ermöglichen den planktonischen Lamellibranchiatenlarven das Schweben im Wasser (Fig. 120).

Ein durchsichtiger, gelatinöser Körper, der zuweilen wie bei den Tiefseeformen der Cranchiaden (Fig. 121) pfeilähnlich in die Länge gestreckt ist, scheint für die Plankton-Cephalopoden charakteristisch zu sein. Für die marine Bryozoenlarve *Cyphonautes* (Fig. 122)



Fig. 121. Cephalopode aus der Familie der *Cranchiae* aus dem indischen Ozean. (Nach Chun.)

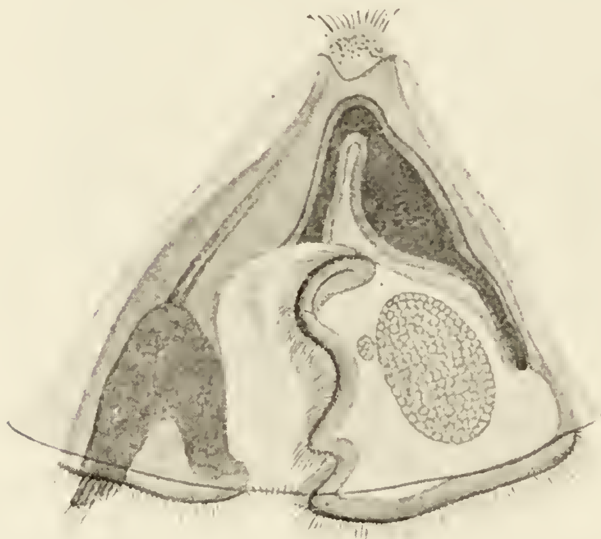


Fig. 122. *Cyphonautes.* (Nach Korschelt u. Heider.)

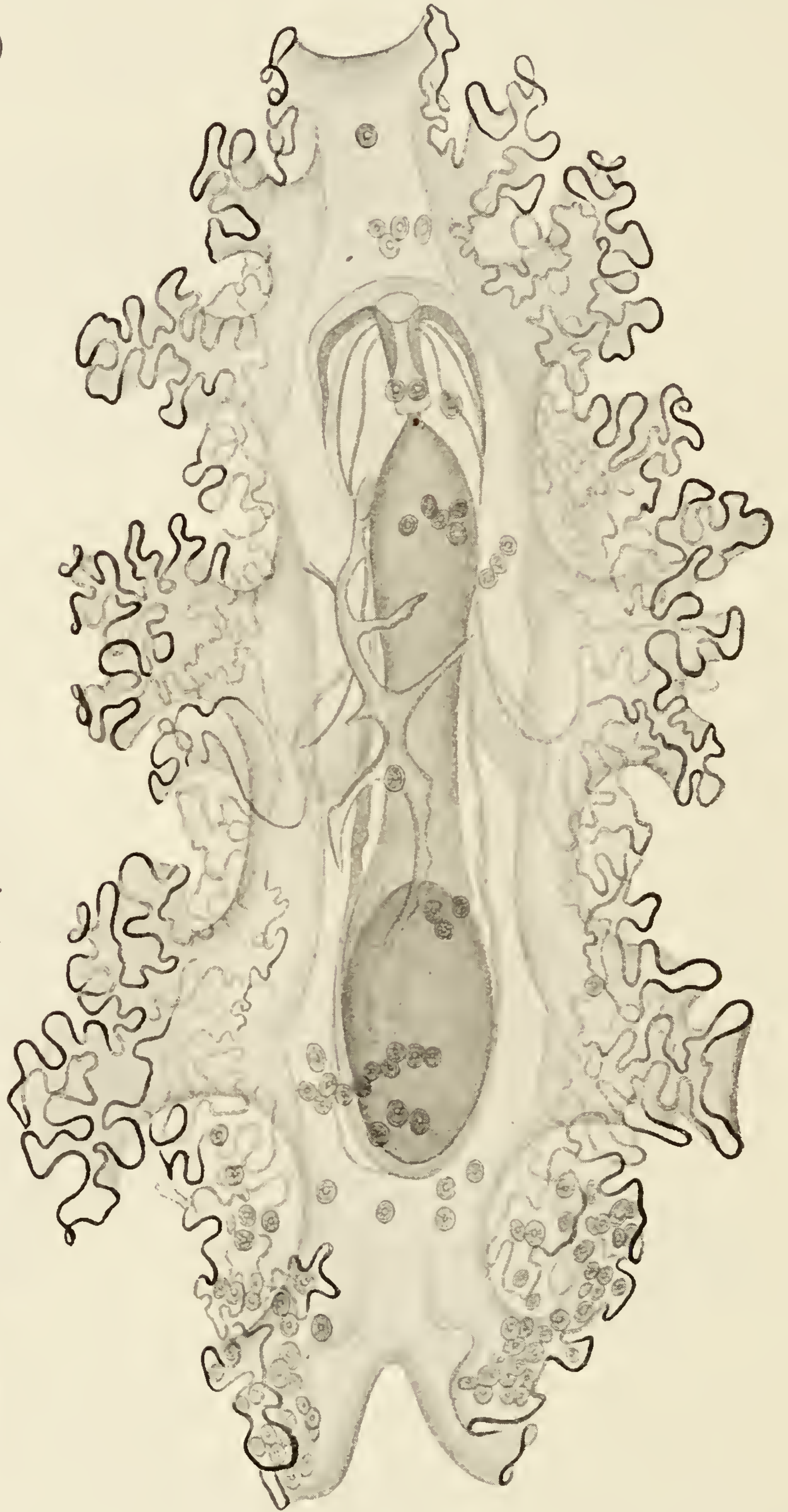


Fig. 123. *Auricularia nudibranchiata Chun.* (Nach Chun.)

ist die seitliche Abplattung des Körpers, für die Brachiopodenlarven der Besitz von Schwebborsten charakteristisch.

Unter den Larven der Ambulacralier sind die tönnchen- oder walzenförmigen Tornarien und Auricularien durch den Besitz einer

oft vielfach gewundenen Wimperschnur dem Leben im freien Wasser angepaßt (Fig. 123).

Bei den *Bipinnaria*-Larven einiger *Luidia*-Arten (Fig. 124) scheinen die langen Fortsätze neben der Bedeutung für erhöhte Schwebfähigkeit durch Oberflächenvergrößerung jedenfalls wegen ihrer unzweifelhaft nachgewiesenen aktiven Beweglichkeit für die Lokomotion der Larve von Wert.

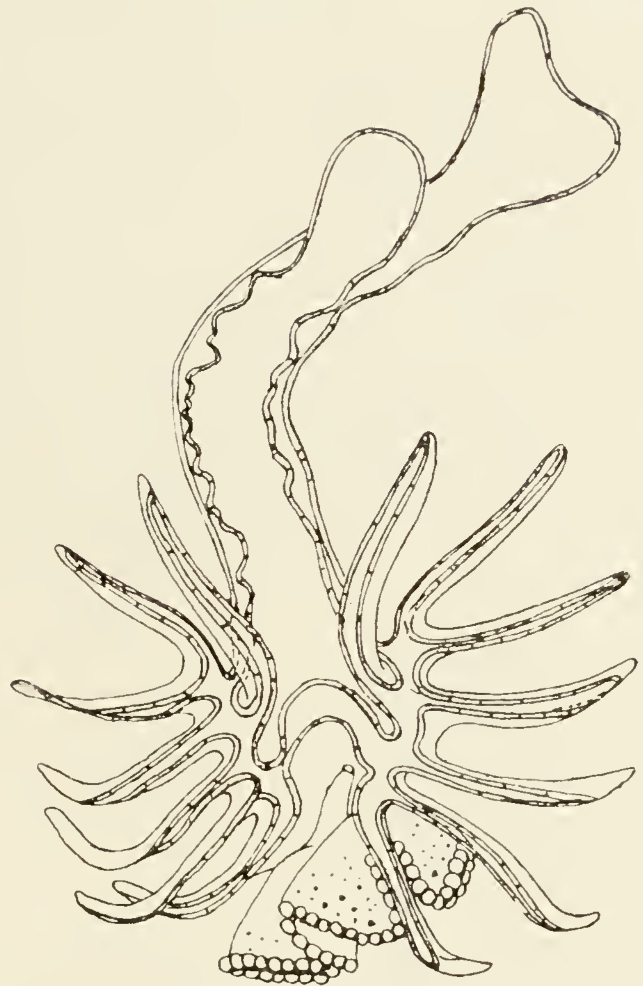


Fig. 124. *Bipinnaria von Luidia sarsi Düb. et Kor.* (Nach Joh. Müller aus Mortensen.)

Bei den *Pluteus*-Larven dient das Skelett ursprünglich als Stütze der langen Arme und speziell bei dem *Ophiopluteus* (Fig. 125) haben die langen seitlichen Arme („hintere Lateralfortsätze" nach Mortensen) wohl wieder den Körper im Gleichgewicht zu halten. Ihre Bedeutung als Balancierstange tritt am deutlichsten in jenen älteren Stadien zutage, in denen der junge Schlangenstern schon vollkommen ausgebildet und von dem Larvengerüst nichts mehr übriggeblieben ist als eben die beiden langen, hinteren Lateralfortsätze.

Bezeichnenderweise fehlen dem einzigen, heute auch im geschlechtsreifen Zustande planktonischen Echinoderm, der *Pelagothuria* (Fig. 126), die sonst für die Holothurien so typischen Kalkkörper vollkommen. Der weiche, gallertige Körper trägt eine mächtige, von 12 Tentakeln durchzogene Mundscheibe. Bei



Fig. 125. *Ophiopluteus von Ophiothrix fragilis Abgd.* (Nach Mortensen.)
Der Arm links ist nicht vollständig gezeichnet.

ruhigem Schweben wird der Mund stets nach oben gewendet.

Anhangsweise möge an dieser Stelle noch auf eine Gruppe typischer mariner Planktonten, die Chaetognathen (Fig. 127) verwiesen sein.

Der stabförmig gestreckte Körper dieser „Pfeilwürmer“ ermöglicht ihnen längeres, horizontales Schweben.



Fig. 126. *Pelagothuria ludwigi Chun.* (Nach Chun.)

Alle planktonischen Tunicaten zeigen starke gallertige Aufquellung. Die solitären Salpen sind tonnenförmig. Zuweilen tragen lange, hintere Fortsätze zur Erhöhung der Schwebfähigkeit bei. Von



Fig. 127. *Sagitta hexaptera d'Orb.* (Nach O. Hertwig.)

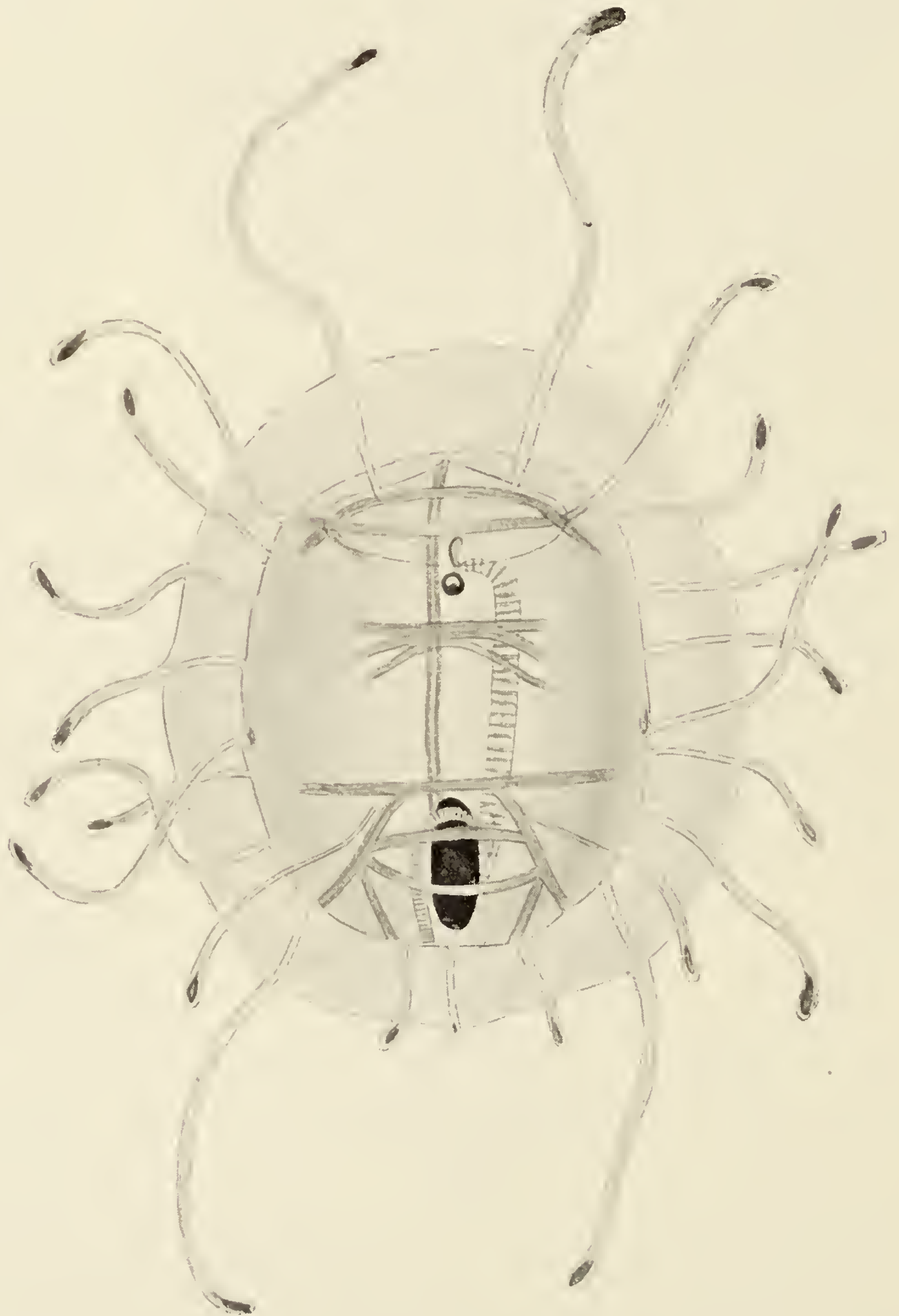


Fig. 128. *Salpa henseni Traustedt sol.*, vom Rücken gesehen. (Nach Apstein.)

einem Kranz langer, dünner Fortsätze umgeben ist die eigenartige *Salpa henseni* (Fig. 128); ihr Körper ist ziemlich flach, der Mantel sehr dick (Apstein). Sie erscheint also in vorzüglichster Weise angepaßt. Langgestreckte Säcke stellen die Kolonien der Feuerwalzen (Pyrosomen, Fig. 129) dar, während die Salpenketten als oft meterlange Bänder im Wasser schweben.



Fig. 129.
Pyrosoma giganteum Lsr. (Original, gez. v. L. Müller-Mainz.)

Ein höchst eigenartiges Gebilde ist das Gehäuse der Appendikularien, speziell der Oikopleuren (Fig. 58, S. 84), das eine gallertige, cuticulare, wasserklare Ausscheidung des Rumpfepithels darstellt, die periodisch abgeschieden, zum Gehäuse entfaltet, später aber abgeworfen und durch eine neue ersetzt wird. „Während die gehäuselosen Appendikularien unter sehr energischen Schwanzbewegungen schräg oder senkrecht emporschwimmen, dann plötzlich jede Bewegung einstellen, langsam umkippen und mit dem Rumpf voran langsam niedersinken, um nach kurzer Zeit dieses vergebliche Spiel von neuem zu beginnen, schweben die Copelaten im Gehäuse langsamer oder schneller in ganz beliebigen Kurven auf und nieder, nach rechts und nach links durch das Wasser, und ihr Schwanz, der im spitzen Winkel zum Rumpf nach vorn (mundwärts) gerichtet ist, führt gleichmäßige Undulationen aus; von Zeit zu Zeit hören dieselben auf, dann bleibt sofort auch das Tier und das Gehäuse stehen; kurzum im Gehäuse ist das Verhalten des Tieres ruhig, außerhalb des Gehäuses stürmisch und erschöpfend“ (Lohmann).

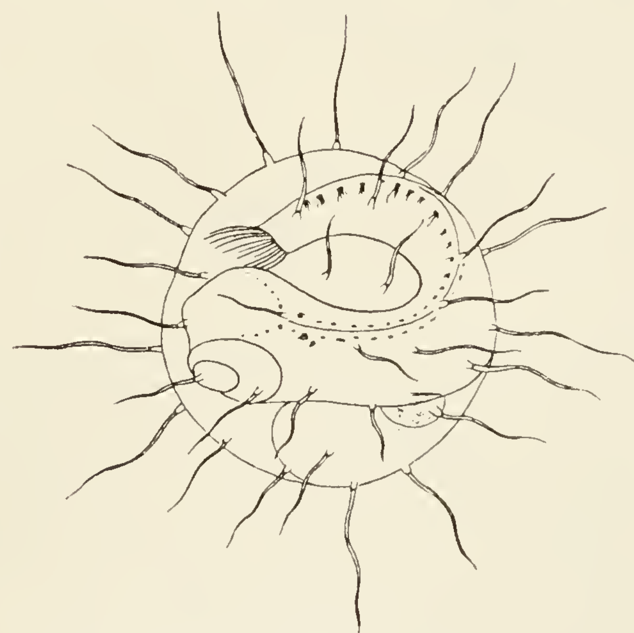


Fig. 130. *Scomberesocidenei.* (Nach Lohmann.)

Als Schwebeeinrichtungen planktonischer Tunicateneier endlich werden die Schaum- oder Follikelzellen an den Eiern solitärer Ascidien aufgefaßt.

Auch an pelagischen Fischeiern hat man bereits einen funktionell ähnlichen Schwebeapparat gefunden: die Eier der Scomberesociden (Fig. 130) sind mit Fadenanhängen versehen, die aber hier natürlich nicht mehr wie bei denen der verwandten Hornhechte, *Rhamphistoma belone* (*L.*), „zum Befestigen der Eier untereinander und am Grunde dienen, sondern zu steif abstehenden Borsten umgestaltet, die Schwebfähigkeit der Eier erhöhen“ (Lohmann).

Einem gleichen Zweck haben vielleicht auch die gallertigen Substanzen der *Lophius*-Eier zu dienen.

Als auffallendste Anpassung der Fischlarven an das Schweben mögen in erster Linie die breiten, an die Flügel exotischer Falter erinnernden Flossen des jungen *Lophius* angeführt werden (Fig. 131) Flügelartig verbreitert erscheinen, abgesehen von den echten Flugfischen, auch die Brustflossen der Triglalarven. Sonst finden wir noch Oberflächenvergrößerung, herbeigeführt durch seitliche Abplattung, die zu scheiben- und bandförmigen Tieren führt, bei Larven sowohl wie bei ausgewachsenen Fischen des Pelagials. Als Beispiele mögen dienen die jungen Plattfische, die als *Leptocephalus* bekannte Jugendform der Aale, die *Trachypterus*-Arten (Bandfische). Endlich tritt uns unter den pelagischen Fischen vielfach wieder der schon so oft beobachtete Stabtypus entgegen, so beim Hornhecht, bei *Nerophis* und *Syngnathus*. Die Seenadeln lassen sich nach Brandt zuweilen bewegungslos, horizontal liegend im Wasser treiben. Besonders häufig scheinen, vor allem nach den Ergebnissen der Valdiviaexpedition zu schließen, die pelagischen Seefische zur Streckung des Körpers, oft in extremer Weise, zu neigen. *Dactylostomias, Macrostomias* und *Megalopharynx* mögen als Beispiele angeführt sein. Dabei ist das Skelett kalkarm, knorpelig, das Bindegewebe gallertig.

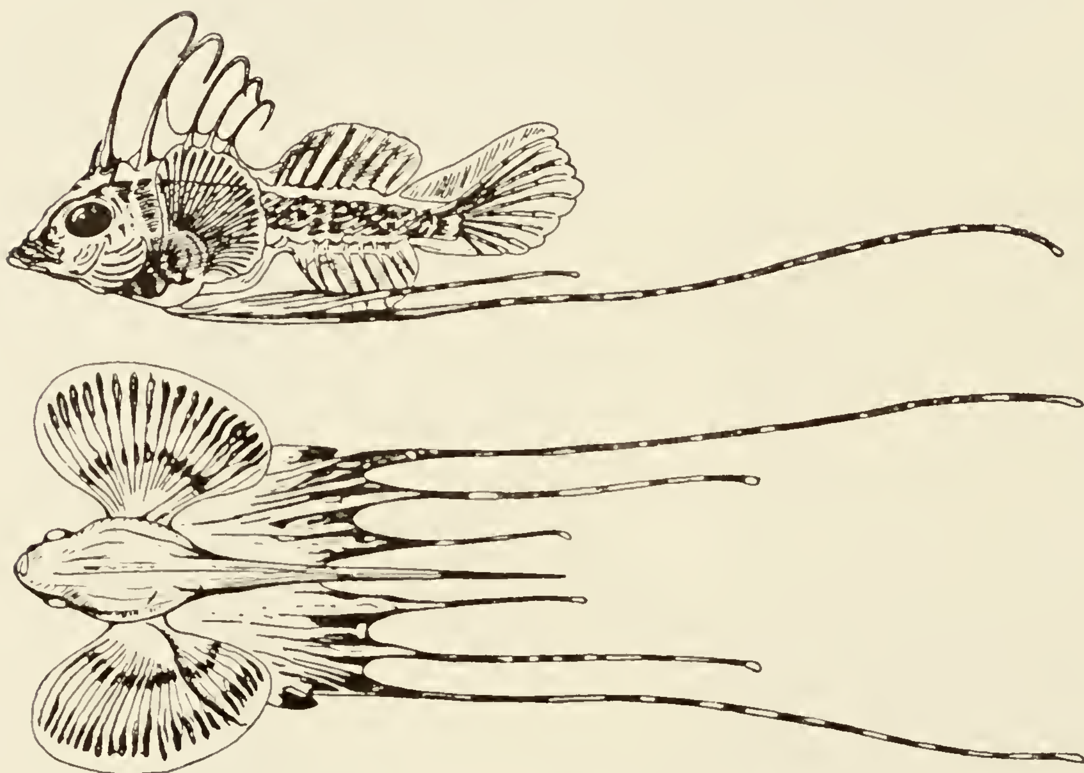


Fig. 131. Larve von *Lophius piscatorius L.* von 30 mm Länge, von der Seite und von oben gesehen. (Nach Agassiz aus Ehrenbaum.)

2. Die Theorie des Schwebens.

Nachdem wir nun die Schwebefähigkeit als die wichtigste Anpassungserscheinung des Planktons kennen gelernt haben, wird es im folgenden unsere Aufgabe sein, den Begriff des Schwebens vom rein physikalischen Standpunkte zu beleuchten.

Wenn wir zunächst unter den Planktonten alle jene Organismen beiseite lassen, die wie manche Siphonophoren oder *Glaucus, Janthinen* (s. Farbentafel) im Meere, *Scapholeberis* (Fig. 64, S. 96), wenigstens periodisch, im Süßwasser direkt am Wasserspiegel sich aufhalten, so werden wir als „Schweben" alle jene Vorgänge zu verstehen haben, welche sich als Sinkvorgänge von außerordentlich geringer Sinkgeschwindigkeit auffassen lassen; das Sinken ist also ein Oberbegriff des Schwebens. Die Hauptbedingung des Sinkens im Wasser ist aber, daß ein Körper spezifisch schwerer als Wasser ist: er muß, da er ja nach dem archimedischen Prinzip so viel an Gewicht im Wasser verliert, als das von ihm verdrängte Wasservolumen wiegt, ein Übergewicht besitzen. Diesem Übergewicht ist die Sinkgeschwindigkeit proportional. Das Übergewicht des sinkenden Körpers ist aber noch abhängig von der Temperatur und dem Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen (Gasen und Salzen), doch ist in unserem Falle nur der Salzgehalt des Wassers von Einfluß, die beiden anderen Faktoren sind kaum von Belang.

Neben dem Übergewicht spielt aber noch der „Formwiderstand" oder der „äußere Reibungswiderstand" des sinkenden Körpers eine wichtige Rolle; für den Formwiderstand kommen folgende zwei Faktoren in Betracht: die relative oder spezifische Oberfläche des sinkenden Körpers, d. h. das Verhältnis von absoluter Oberfläche und Volumen und seine Projektionsgröße.

Wir können sagen, daß die Sinkgeschwindigkeit proportional ist der spezifischen Oberfläche des Körpers, d. h. es werden im allgemeinen kleinere Körper infolge ihrer verhältnismäßig großen Oberfläche und der dadurch bedingten größeren Reibung meistens langsamer sinken als ähnlich geformte größere von demselben Übergewicht. Ferner werden aber auch diejenigen Körper langsamer absinken, welche eine größere Vertikalprojektion oder einen größeren Querschnitt besitzen.

Dem Übergewicht und dem Formwiderstand, diesen beiden inneren oder biologischen Faktoren, steht nun noch ein dritter Faktor gegenüber, und dieser dritte, äußere Faktor ist in der Viscosität, der spezifischen Zähigkeit oder der inneren Reibung des Wassers

gegeben. Wir erkennen diesen Faktor, wenn wir z. B. die Geschwindigkeiten vergleichen, mit denen ein und derselbe Körper einmal in Äther, das andere Mal in Pech sinkt. Man könnte meinen, daß der Unterschied des spezifischen Gewichtes der Flüssigkeiten die Differenz der Sinkgeschwindigkeiten hervorrufe, allein diese Differenzen bleiben auch bestehen bei dem Vergleich spezifisch gleich schwerer Flüssigkeiten, z. B. einem Alkohol und geschmolzenem Harz oder Wachs, und wir werden daher diesen die Sinkgeschwindigkeit unabhängig von dem Übergewicht beeinflussenden Faktor als von der chemischen Beschaffenheit des Mediums beeinflußt zu betrachten haben. Da es sich für uns immer nur um Sinkvorgänge im Wasser handelt, so kommen nur Salz- und Gaslösungen in Betracht; der Einfluß der letzteren ist sehr gering, der Salzgehalt indessen beeinflußt die innere Reibung sehr beträchtlich. So beträgt nach Messungen von A. Genthe und W. Ostwald der Einfluß des NaCl pro 1% Salz ca. 1,7—3,6%, d. h. in einer ungefähr konzentrierten Salzlösung ist z. B. die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers nur halb so groß oder noch geringer als in reinem Wasser. Auch die Temperatur ist von Bedeutung, und zwar nimmt mit dem Steigen derselben die innere Reibung ab; so ist z. B. die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers bei 25° noch einmal so groß als bei 0°.

Ordnen wir die angeführten, die Sinkvorgänge beeinflussenden physikalischen Faktoren zu einer Formel, so ist:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}.$$

Damit also ein Sinkvorgang zu einem Schwebevorgang wird, damit ein Körper schwebt, muß der Quotient aus Übergewicht und innerer Reibung mal Formwiderstand ein Minimum betragen; oder mit anderen Worten: das Schwebvermögen nimmt zu mit steigendem Querschnitt und Salzgehalt, sowie mit vermindertem Übergewicht, Volumen und sinkender Temperatur.

Die theoretischen Betrachtungen tragen wesentlich zum Verständnis der Morphologie planktonischer Lebewesen bei; ihre Formgestaltung erscheint uns nicht mehr lediglich als das Resultat der „Launen einer künstlerisch schaffenden Natur“, sondern läßt sich aus den heute gegebenen lokalen Verhältnissen rein physikalisch verstehen. Die Anpassungserscheinungen des Planktons, wie sie uns gegenwärtig entgegentreten, sind in bestimmten Richtungen vorschreitende regulatorische Einrichtungen der Organismen und stellen in ihrer heutigen Ausbildung offenbar den Endpunkt einer langen geschichtlichen Entwicklung dar.

Unter den früher aufgezählten Faktoren, die das Schwebevermögen des Planktons beeinflussen, ist die innere Reibung nach Ostwald[1]) der bedeutungsvollste und zugleich wegen der Variationen der Temperatur und der Konzentration des Wassers auch der variabelste. Nur in der Antarktis kann man sie nach Karsten wegen der verhältnismäßig konstanten Temperatur- und Salzgehaltzahlen als konstanten Faktor betrachten; es handelt sich hier daher nur um Übergewicht und Formwiderstand. Dieser wird bei den meisten antarktischen Phytoplanktonten vergrößert durch übermäßige Längsdehnung einer der Zellachsen mit Hilfe von zahlreichen weit abspreizenden Borsten und Haaren oder einfach durch Verkettung vieler Individuen zu langgestreckten Bändern und Fäden, das Übergewicht wird bei den antarktischen Coscinodiscen, welche dickwandige Zellen haben, verringert durch die infolge Aufnahme der entsprechenden Anzahl von Kohlensäuremolekülen spezifisch leichtere Vakuolenflüssigkeit.

Der Unterschied in der Ausbildung der Schwebevorrichtungen ist bei den marinen Planktonten zuweilen in den verschiedenen Stromgebieten ein ganz auffallender. So konnte auch Chun während der deutschen Tiefsee-Expedition beobachten, daß beim Übergang aus dem Guineastrom in den Südäquatorial an einem Tage „wie mit einem Schlage" die für ersteren charakteristischen, langgehörnten Ceratien verschwanden und von nun ab andere Arten, die nach dem Typus des *Ceratium lunula* mit ganz kurzen Fortsätzen versehen waren, zur Alleinherrschaft gelangten; für diese Formunterschiede ist nicht nur die höhere Temperatur des Guineastromes, sondern auch sein geringerer Salzgehalt in Rechnung zu ziehen. „Denn die innere Reibung wird bei geringerem Salzgehalt etwas — wenn auch nur wenig — herabgesetzt: ein Umstand, der wiederum auf die Verlängerung der die Reibungswiderstände vermehrenden Fortsätze von Guineastromformen zurückwirkt" (Chun).

Sehr auffallend sind die Größenunterschiede, die einzelne Planktonten in verschiedenen Breiten aufweisen. So findet Stingelin, „daß die tropischen Süßwasserformen . . . allgemein, wenn auch mit europäischen Arten identisch, nicht, wie man etwa erwarten könnte, größer und üppiger, sondern durchweg kleiner sind."

Auch im marinen Plankton finden sich merkbare Größenunterschiede, und zwar sind hier ebenfalls die nordischen Formen die größeren.

Besonders wertvoll sind uns hier die Untersuchungen Haeckers an Radiolarien, einer Formenwelt, „deren unerschöpfliche Mannig-

1) Schon vor Chun und Ostwald hatte C. Schröter (1901) auf die Bedeutung der „inneren Reibung" hingewiesen.

faltigkeit seit Haeckels »Challenger Report« geradezu sprichwörtlich geworden war und in welcher die alte Vorstellung von einer schrankenlosen, gleichsam spielenden Gestaltungskraft der organischen Natur einen letzten Rückhalt zu finden schien.“ Haecker gelang es, bei den Challengeriden, Conchariden, Aulosphaeriden, Sagosphaeriden u. a. Radiolarien bestimmte Volumsunterschiede zwischen den Kalt- und Warmwasserformen in unzweideutiger Weise festzustellen. Durchgehends sind die ersteren Riesen-, die letzteren Zwergformen. Aber auch Verschiedenheiten im Salzgehalt scheinen nicht ohne Einfluß zu sein; so möchte wenigstens Popofsky die geographisch feststellbaren Formabweichungen bei den Acanthophracten, wie sie sich z. B. zwischen Atlantik und Mittelmeer unterscheiden lassen, dem Einfluß des höheren Salzgehaltes im Mittelmeer zuschreiben. Jedenfalls zeichnen sich die Mittelmeerformen durch einen größeren Körperdurchmesser aus, und ganz besonders macht sich die Vergrößerung im pazifischen Ozean geltend.

Nicht nur in horizontaler, auch in vertikaler Richtung, gegen die tieferen Wasserschichten läßt sich eine gleichsinnige Volumverschiedenheit feststellen: auch in der Tiefsee treten Riesenformen auf.

Dabei können die Zwerge entweder ausschließlich der Oberflächenschicht angehören, wie die Zwergformen von *Challengeron armatum*, oder sie vermögen als „pante-, besser pamplanktonische“ Formen in allen Schichten des Ozeans, von der Oberfläche bis hinab in die Tiefsee zu existieren. So zeigte es sich, „daß innerhalb der Spezies *Aulacantha scolymantha* (Fig. 132) zwei Formen oder Rassen zu unterscheiden sind, von denen die eine, *Aulacantha scolymantha typica*, eine pamplanktonische Zwergform ist, welche nicht bloß in bedeutenden Tiefen, sondern vermöge ihrer geringeren Größe auch in den wärmeren Oberflächenschichten sich aufzuhalten imstande ist, während die andere, *Aulacantha scolymantha bathybia*, eine anscheinend ausgesprochene skotoplanktonische Riesenform ist.“

Noch mehr aber als die Größe des ganzen Organismus wird die feinere Struktur des Skelettes und die Beschaffenheit des Weichkörpers, insbesondere seines Abschlusses nach außen, der extrakalymmalen Sarkodehaut, von der Dichtigkeit und inneren Reibung des Wassers beeinflußt. So fand Haecker bei den Aulosphaeriden und Sagosphaeriden, „daß bei den großen, von einer derben Sarkodehaut umhüllten Tiefen- und Kaltwasserformen die Skelettstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommnung des Stützapparates abzielt, während bei den planktonischen Kaltwasserformen die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet.“ Im ersteren Falle handelt es sich darum, die Sarkodehaut in einem bestimmten Abstand

von der Gitterschale ausgespannt zu erhalten, und dies geschieht am zweckmäßigsten dadurch, daß das Terminalende der Radialstacheln sich aufsplittert (Fig. 133 a).

Im zweiten Falle, bei den Bewohnern des weniger dichten und weniger viskösen Warmwassers, kommt es darauf an, daß die zarte Gallerte in zahlreiche Fortsätze ausgezogen und auf diese Weise der äußere Reibungswiderstand erhöht wird. Dieser Aufgabe genügen nach Haecker in vollkommenster Weise solche Stachelformen, bei welchen zahlreiche knöpfchentragende Äste in regelmäßigen Quirlen übereinander angeordnet sind, beispielsweise die äußerst zierlichen Stacheln der in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres vorkommenden *Aulosphaera elegantissima* (Haeckel), (Fig. 133 b′ b″). Mit den Blütenständen der

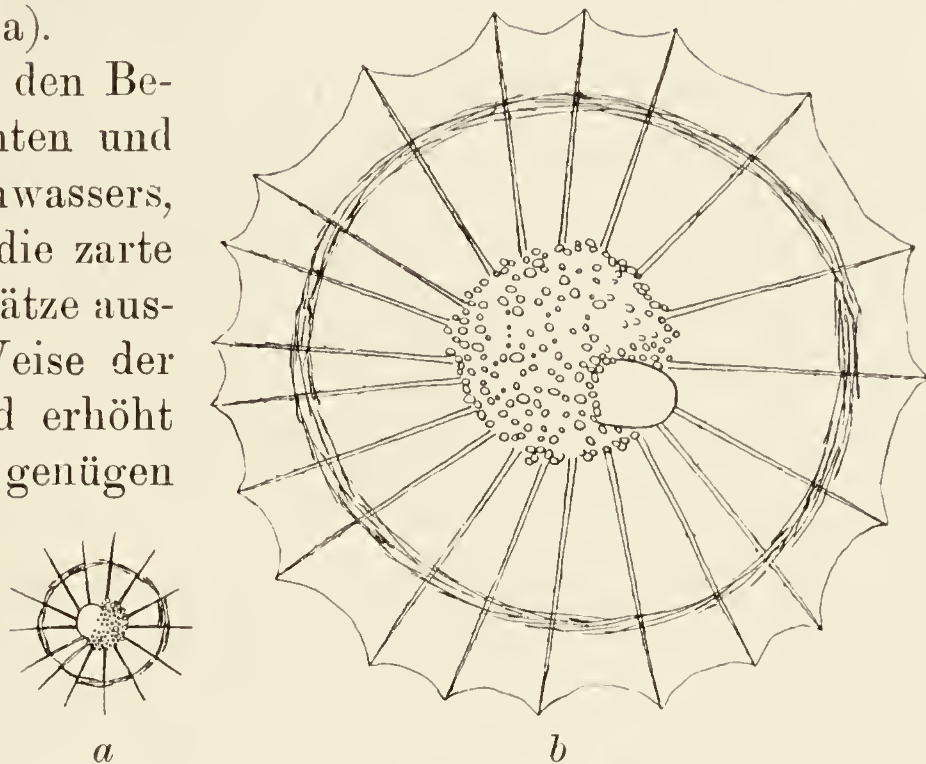


Fig. 132. *Aulacantha scolymantha Haeckel.* (Nach Haecker.)

a var. typica, pamplanktonische Zwergform; *b var. bathybia* skotoplanktonische Riesenform (beide 13 mal vergrößert).

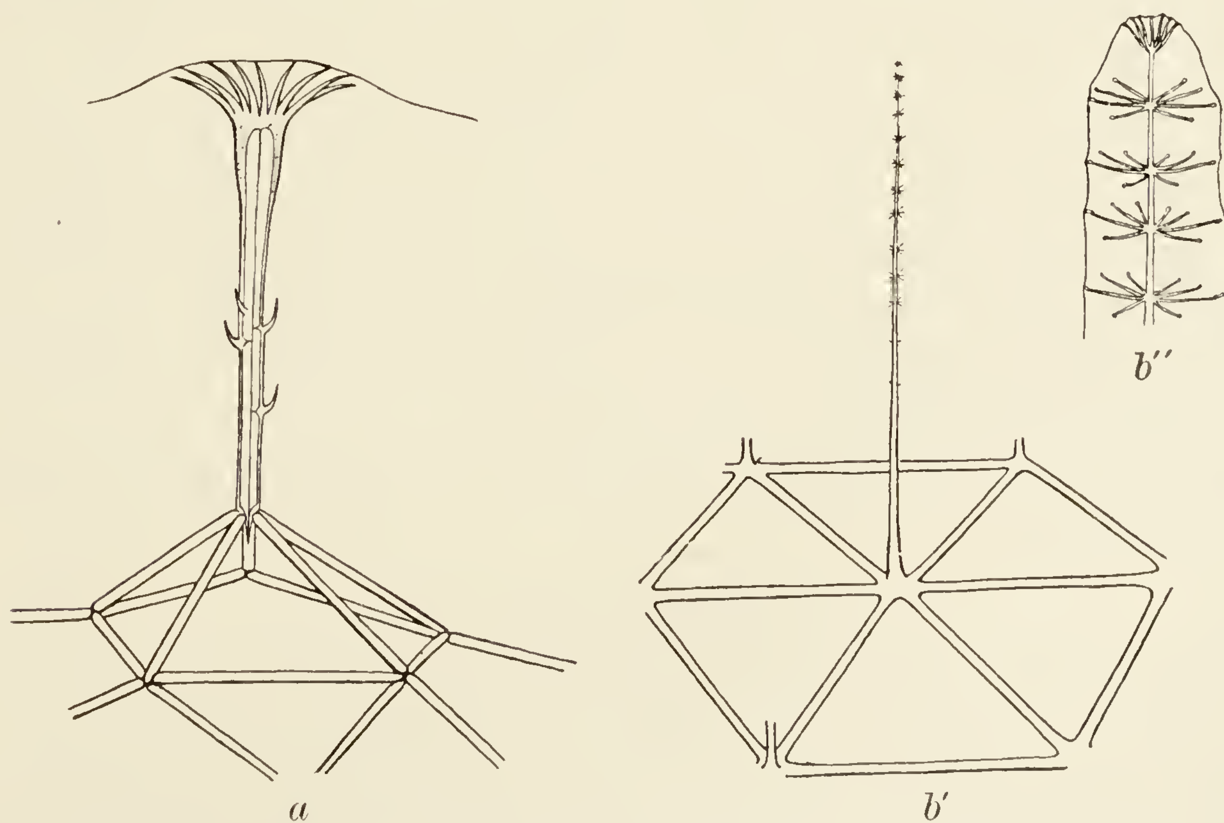


Fig. 133. Anpassungserscheinungen des Radiolarienskelettes an das Schweben im kalten Tiefen- und warmen Oberflächenwasser. (Nach Haecker.)

a Skelettstück von *Auloscena atlantica Haecker* (Tiefenform); *b′* Skelettstück von *Aulosphaera elegantissima Haeckel* (Oberflächen- und Warmwasserform). Beide ca. 100 mal vergrößert. *b″* Das Stachelende von *b′* stärker vergrößert

Pflanzen verglichen, würden die Stacheln des ersten Typus den Dolden, die des zweiten den Ähren, Trauben und Rispen entsprechen.

Die hier gegebenen Beispiele dürften genügen, um den Zusammenhang zwischen der Morphologie der Planktonten und ihrer Schwebfähigkeit nach der ihr von Ostwald gegebenen Formulierung zu zeigen und zugleich auch indirekt die Beziehungen aufzudecken, die zwischen den Organismen einerseits und den bei der Schwebfähigkeit maßgebenden Faktoren andererseits bestehen. Unter diesen haben wir die innere Reibung, und in ursächlichem Zusammenhang damit Temperatur und Salzgehalt, abgesehen von der Druckzunahme gegen die Tiefe, als die wichtigsten, wenn auch wohl nicht ausschließlichen Faktoren kennen gelernt.

Auch im Plankton der Hochgebirgsseen wird sich die Lokalvariation in gewissem Sinne in ähnlichen Bahnen bewegen müssen. So fallen nach den Untersuchungen Burckhardts die Daphnien der Hochalpen durch ihren plumpen Bau, die dorsalwärts gerichtete Spina auf, und Zschokke sagt: „Typisch für Cladoceren hochgelegener Gewässer ist die Verkürzung ihres Caudalstachels“. Wir haben uns aber bei der Erklärung dieser Erscheinung heute nicht mehr wie einstens mit dem Hinweis auf eventuelle „ungünstige Lebensverhältnisse“ zu begnügen, sondern können diese Stachelreduktion direkt mit der großen Viscosität der kalten Alpenwässer in Beziehung bringen.

Dieser Gedankengang führt uns weiter auf die Frage, ob nicht etwa entsprechend diesen in vertikaler Richtung, von der Oberfläche in die Tiefsee, von der Ebene ins Gebirge, und in horizontaler Richtung, von den tropischen Warmwässern zu den polaren Kaltwässern vorschreitenden Formveränderungen der Planktonten Ähnliches auch in zeitlicher Richtung, im Wechsel der Jahreszeiten, wahrzunehmen sei; mit anderen Worten: ob wir im Plankton neben Lokalvariationen auch Temporalvariationen vorfinden.

Der Beantwortung dieser wichtigen Frage sei der nächste Abschnitt gewidmet.

3. Temporalvariation.

Während die Seenforschung in früherer Zeit sich zumeist damit begnügte, auf Grund gelegentlicher Exkursionen, Stichproben vergleichbar, die aufgefundenen Organismen zu bestimmen und mit der Aufstellung solcher Floren- und Faunenlisten auch gewöhnlich die Erforschung der betreffenden Gebiete als erschöpft betrachtete, liegt der methodische Hauptwert der modernen Planktonuntersuchungen in der Forderung einer systematischen, durch längere Zeit, mindestens

ein Jahr, fortgesetzten Durchforschung eines und desselben enger begrenzten Gebietes, sei es nun ein See, Teich, Fluß oder ein Meeresteil. Eines der wertvollsten Resultate in diesem Sinne vorgenommener Studien ist die Auffindung einer großen Anzahl saisondi- oder polymorpher Planktonten. Dadurch wurde nicht nur die Systematik einiger schwieriger Gruppen geklärt oder die systematische Bearbeitung doch wenigstens in neue Bahnen gelenkt, es hat auch die naheliegende Frage nach dem Warum dieses eigenartigen Phänomens interessante Beziehungen zwischen den Planktonten und den „äußeren Faktoren" aufgedeckt und die Notwendigkeit exakter, experimenteller Planktonforschung auch auf diesem Gebiete uns deutlich vor Augen geführt.

Im folgenden mögen zunächst einige der markantesten Fälle von Zyklomorphose oder von zyklischer Formvariation[1]), also jener Erscheinung, daß zwei oder mehrere Variationsformen derselben Species in annähernd regelmäßiger Weise sich mit der Jahreszeit ablösen, kurz besprochen werden. Wir beginnen mit den Phytoplanktonten.

Wesenberg-Lund machte zuerst bei einer Diatomeengruppe, den Asterionellen (Fig. 71, S. 99) des dänischen Fursees darauf aufmerksam, „wie verschiedenartig die Anzahl der Einzelindividuen in den Kolonien zu den verschiedenen Jahreszeiten ist". Während die Asterionellen gewöhnlich einen Stern aus 12—14 Individuen zu bilden pflegen, fand der erwähnte Forscher im Winter Kolonien aus oft über 20 Individuen zusammengesetzt. Gleichzeitig fanden sich die Asterionellen der kleineren Seen nur als vierstrahlige Kolonien.

Sodann konnte Lozeron bei einer *Asterionella* des Zürichsee, und zwar nur bei der auf Grund variationsstatistischer Untersuchung entdeckten *A. gracillima* (Hantzsch) Heiberg var. *biformis* Loz., einen „Saisondimorphismus" insofern konstatieren, als die Individuen derselben sich nur im Winter zu Ketten, nur im Sommer zu Sternen anordnen. Ähnliches konnten Schröter i. J. 1896 sowie Bally (1907) auch an der *Tabellaria fenestrata* Ktz. (Fig. 4, S. 15) des Zürichsees beobachten.

Auch für *Fragilaria crotonensis* (Edw.) Kitt. (Fig. 3, S. 15) konnten Schröter und Vogler „im selben See zeitweise ein saisondimorphes Auftreten" feststellen.

Aus der Gruppe der Rotatorien ist es die Temporalvariation von *Anuraea cochlearis* (Fig. 134), über die wir gegenwärtig infolge der

1) Das Wort klingt besser als die französisch-antiken Bastarde: Saisonvariation und Saisonpolymorphismus (Burckhardt).

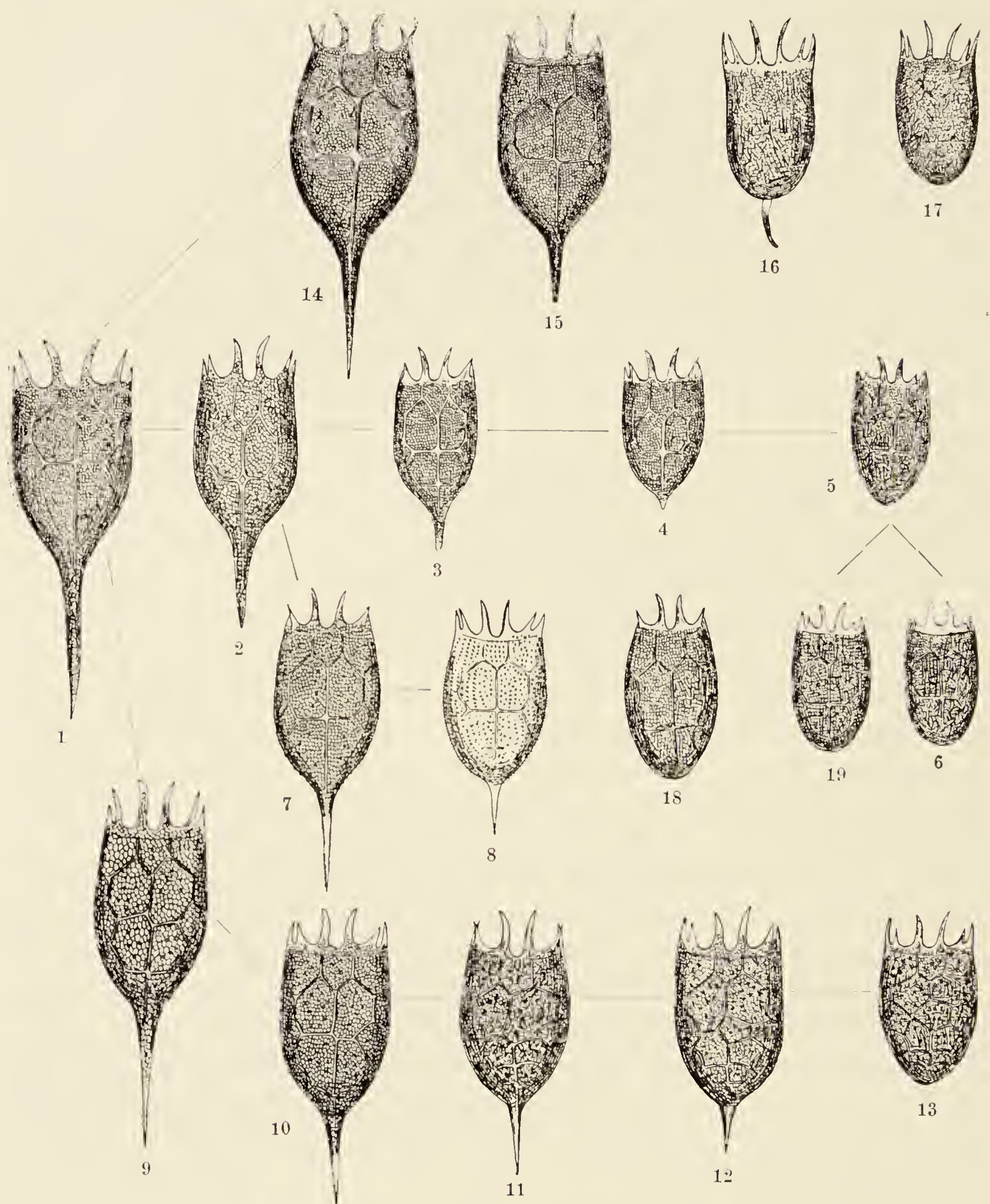


Fig. 134. Typen aus dem Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. (Nach Lauterborn.)

1—6 *Tecta*-Reihe. 1 *var. macracantha* mit sehr langem Hinterdorn; 2, 3 der typischen Form mehr oder weniger nahestehende Formen; 4 *forma micracantha* mit sehr kurzem Hinterdorn; 5, 6 *var. tecta*. Der Hinterdorn ist verschwunden, die Vorderdornen sind sehr kurz, in Fig. 6 am distalen Ende abgerundet.

7—8 *Hispida*-Reihe. 7 *forma pustulata*, die einen Übergang zur ausgebildeten *var. hispida* bildet; 8 *var. hispida*. Der ganze Panzer mit einem dichten Dörnchenbesatz überzogen.

9—13 *Irregularis*-Reihe. 9, 10 *forma connectens*, den Übergang zu *var. macracantha* vermittelnd; 11 *forma angulifera*; 12 *var. irregularis*; 13 *forma ecaudata* ohne Hinterdorn.

14—15 *Robusta*-Gruppe.

16—17 *var. leptacantha*. 16 Form mit scharf abgegliedertem Hinterdorn; 17 Form ohne Hinterdorn *(forma ecaudata)*; die Grenzen der Panzerplatten fast völlig verschwunden.

18 *var. tecta forma maior*. 19 *var. tecta forma punctata*.

Untersuchungen Lauterborns am besten unterrichtet sind. Es gelang ihm, bei dieser stark variablen Form bestimmt gerichtete Variationsreihen festzustellen, die aber nicht nur morphologisch konstruiert sind, sondern bis zu einem gewissen Grade sehr wohl auch als genetische zu betrachten sind, indem die einzelnen in der morphologischen Reihe nebeneinander gestellten Formen auch zeitlich aufeinander folgen. Mit dem Beginn der wärmeren Jahreszeit differenzieren sich in einer Anzahl der untersuchten rheinischen Gewässer aus einer „Stammart", die der typischen *Anuraea cochlearis* nahesteht, unter Vermittlung zahlreicher aufeinanderfolgender „Zwischenformen" allmählich die verschiedenen Endglieder, die man auch als „subspecies" auffassen könnte, wie *tecta*, *hispida*, *irregularis*, die ihrerseits mit dem Nahen des Winters wieder rückläufig immer mehr den „Zwischenformen" Platz machen und schließlich aus dem Plankton verschwinden; wir können füglich die Endglieder der *Tecta*-, *Hispida*- und *Irregularis*-Reihen als typische „Sommerformen" auffassen. Dabei verhält sich die Größe des Panzers gewöhnlich umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur. Für den Winter sind die langdornigen (var. *macracantha*), für die Sommermonate die ganz kurzdornigen oder Formen ohne Hinterdorn charakteristisch. In kleineren Gewässern scheint die Größenvariation eine weit ungleichmäßigere zu sein.

Ähnliche Variationen, wie wir sie eben für *Anuraea cochlearis* kennen lernten, wurden auch bei anderen Rotatorien beobachtet.

Als allgemeines Resultat der in verschiedenen Gegenden an den verschiedensten Daphnien angestellten Untersuchungen ergab sich ferner, daß die Winterformen einen flachen, niederen Kopf besitzen, der sich im Frühjahr immer mehr in die Länge streckt, bis schließlich im Hoch-

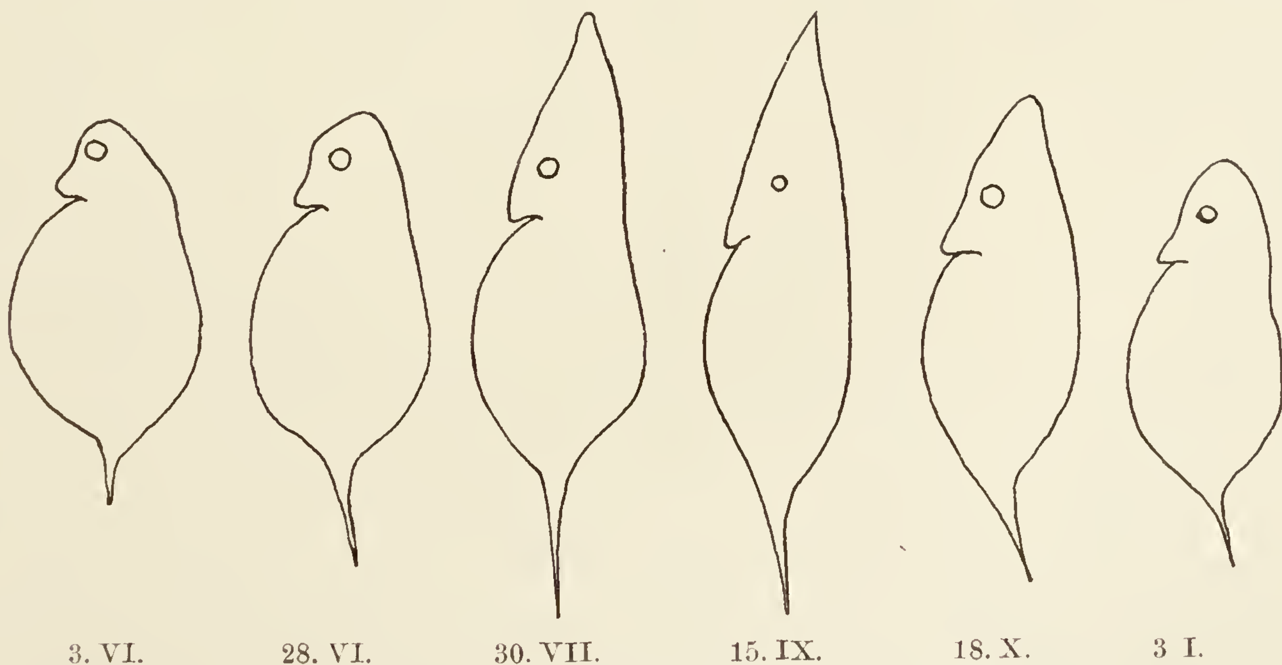


Fig. 135. Darstellung der Zyklomorphose einer *Hyalodaphnia*. (Nach Wesenberg-Lund aus Woltereck.)

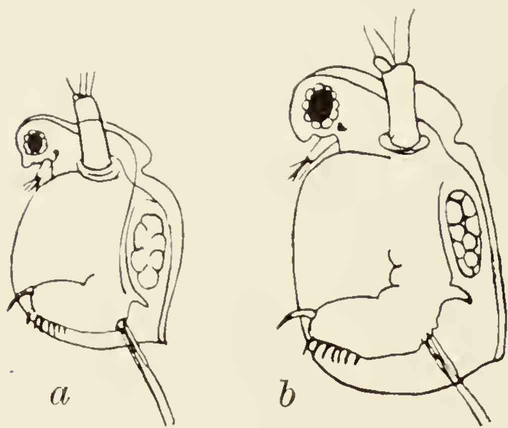


Fig. 136. *Ceriodaphnia pulchella Sars.* (Nach Stingelin.) *a* vom August; *b* von Ende Oktober. (Beide bei gleich starker Vergrößerung gezeichnet.)

sommer die Tiere mit einem mehr oder weniger langen Helm ausgerüstet sind; gegen den Herbst zu reduziert sich der Helm wieder und geht schließlich in die Winterform über (Fig. 135). Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen Variationen in der Länge des hinteren Schalenstachels und in der Zahl der Postabdominalzähne.

Bei *Ceriodaphnia* (Fig. 136) prägt sich die temporale Variation in der Größe und Form der Schale aus: die kleinen Sommerformen mit fast kreisrundem, hinten mit einem kurzen, spitzen Dorn versehenem Panzer gehen gegen den Herbst zu in größere Formen mit dornlosem, viereckigem Panzer über.



Fig. 137. *Bosmina coregoni Baird var. gibbera Schoedler.* (Nach Lilljeborg.)

Bosmina longirostris-cornuta zeigt in der kalten Jahreszeit große Formen mit langem, gleichmäßig gebogenem „Rüssel“ und langem, inzisurenreichem, hinteren Schalendorn (Mucro) (= *B. longirostris*). Diese Winterform wandelt sich gegen den Hochsommer allmählich in kleinere Formen mit kurzem, hakenförmig gebogenem „Rüssel“ und stummelförmigem Mucro um (= *B. cornuta*). Die relative Schalenhöhe ist im Zusammenhang mit der Menge der Eier im Brutraum im Frühjahr am größten, im Winter am kleinsten. Dies trifft nicht nur für die eben besprochenen Bosminen, sondern auch für solche der *coregoni*-Gruppe zu, für die die buckelige Auftreibung des Brutraumes charakteristisch ist. Wesenberg-Lund konnte durch genaue, alle 14 Tage vorgenommene Untersuchungen des Fursees konstatieren, daß die schwach gebuckelten Formen, *B. coregoni* Baird, sich im April zeigen; im Juni wird die Buckelbildung stärker, und im August und Anfang September erscheinen die höchst barocken Formen, welche den Namen *gibbera* Schödler (Fig. 137) und *thersites* Poppe bekommen haben. Gleichzeitig mit der Vergrößerung des Buckels verlängern sich auch die Antennen, so daß diese im Herbst viel länger sind als im Frühling.

Ähnliche Veränderungen in der Schalenhöhe scheinen auch bei den marinen Cladoceren vorzukommen.

Da man die Erscheinung der „Zyklomorphosen“ mit der monogonischen Fortpflanzung der Planktonten in Zusammenhang brachte, ist es von einigem Interesse, daß in letzter Zeit auch bei Copepoden temporale Variation beobachtet wurde (Fig. 138).

Bevor wir an die Frage herantreten, welche Erklärungen für die bisher besprochenen, temporalen Variationen gegeben wurden, mögen noch im Anschluß solche Variationen besprochen werden, die wir streng genommen nicht mehr zu den Zyklomorphosen rechnen können, wenn wir darunter alle im Laufe eines Jahres auftretenden Variationen verstehen, die, „so sehr sich dieselben auch vom Frühling bis zum Hochsommer von der angenommenen Ausgangsform entfernt haben mögen, dennoch im Herbst und Winter ganz allmählich wieder in die Ausgangsform zurücklaufen“ (Lauterborn).

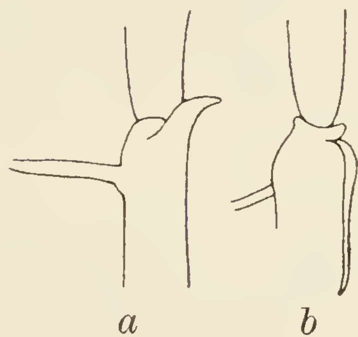


Fig. 138. Drittletztes Glied der genikulierenden Antenne des *Diaptomus gracilis* aus dem Hallstättersee. (N. Brehm u. Zederbauer.) *a* Sommerform, *b* Winterform.

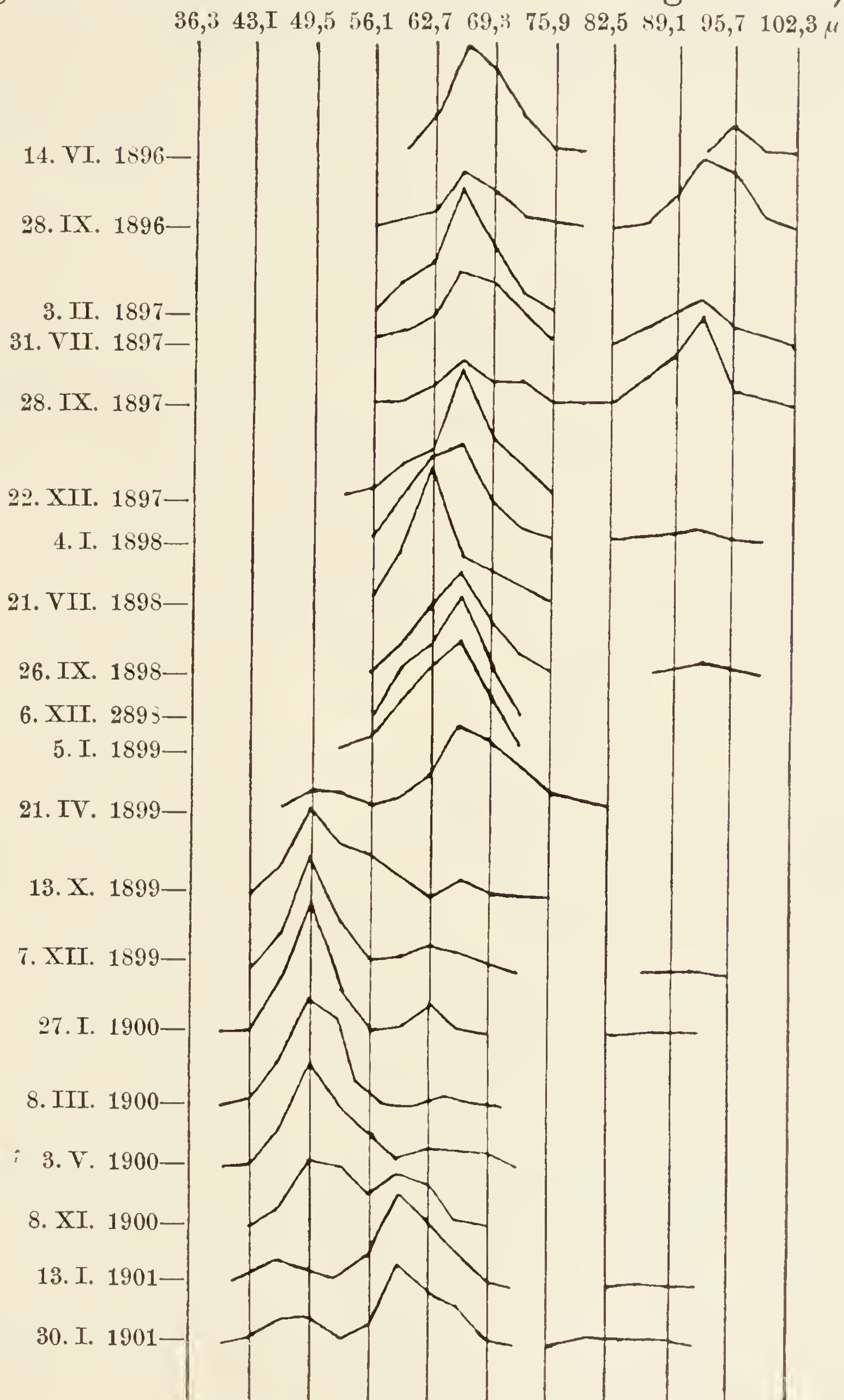


Fig. 139. Variationskurven von *Asterionella gracillima* im Zürichsee 1896—1901. (Nach Lozeron.)

Durch eine Reihe von Jahren an einer Planktondiatomacee vorgenommene Größenmessungen zeigten folgendes (Fig. 139).

Zu Beginn der Untersuchung (1896) schwankt der Hauptkurvengipfel zwischen 66 und 63 μ, der zweite oder Nebengipfel zwischen 96 und 92 μ. Im Frühjahr verschwindet dieser plötzlich, und es erscheint ein anderer Kurvengipfel zwischen 46 und 52 μ, d. h. also: die Individuen sind der Hauptsache nach plötzlich um ein gut Stück kürzer geworden, und gleichzeitig mit dieser Verkürzung trat nun auch Kettenbildung auf, die bisher noch nicht beobachtet worden war. So entstand die *var. biformis*, für die, wie sich bald herausstellte, neben der geringen Größe noch die Eigentümlichkeit charakteristisch war, im Winter kettenförmige, im Sommer sternförmige Kolonien zu bilden. Von da ab konnte bis zum Abschluß der Untersuchungen wieder ein allmähliches Größerwerden der Individuen beobachtet werden, und zwar um etwas mehr als 1 μ pro Jahr.

Ähnlich verhält sich schließlich eine dritte Diatomee des Zürichsees, *Tabellaria fenestrata* (Fig. 4, S. 15), die, beiläufig bemerkt, erst im Jahre 1896 sich plötzlich mit großer Schnelligkeit in diesem Seebecken zu entwickeln begann. Die jährliche Verkürzung beträgt hier $1^2/_5$ μ. Bei den Cyclotellen des Vierwaldstätter Sees konnte Bachmann feststellen, daß das plötzliche Größerwerden der Individuen mit der Auxosporenbildung zusammenfällt, und zu dem gleichen Resultat kommt auch Wesenberg-Lund bezüglich dänischer Diatomeen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sich solche erst durch den Vergleich einer größeren Zahl von Jahrgängen zutage tretenden Variationen noch bei anderen Planktonten werden finden lassen.

* * *

Eine befriedigende Antwort auf die Frage nach den Ursachen all der bisher besprochenen Variationen läßt sich, wie ich glaube, heute noch nicht geben.

Es ist, wie Lauterborn richtig bemerkt, ein Verdienst von Wesenberg-Lund, wohl als erster den Versuch gemacht zu haben, die periodischen Gestaltveränderungen der planktonischen Organismen des Süßwassers zunächst von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus zu erklären. Er betrachtet die unverkennbare Tendenz einer Anzahl von Planktonten, zu einer bestimmten Zeit den Umfang der Organe zu vergrößern, „als einen Ausdruck für die Bestrebungen, die von seiten der Organismen gemacht werden, ... ihr eigenes spezifisches Gewicht in Übereinstimmung mit der veränderten Tragkraft des Wassers im Frühling zu bringen, Veränderungen, die als äußeres

Irritament auf die Organismen wirken". Dieses „äußere Irritament" aber soll das mit steigender Temperatur abnehmende spezifische Gewicht des Süßwassers sein. Nun hat aber hauptsächlich Wo. Ostwald gezeigt, daß diese Abnahme des spezifischen Gewichtes bei steigender Temperatur so gering ist, daß sie ohne weiteres außer acht gelassen werden kann. Wohl aber ist, wie wir schon gesehen haben, die „innere Reibung" in hohem Maße von der Temperatur abhängig; sie beträgt z. B. bei 25° nur noch die Hälfte von derjenigen bei 0°.

Die Planktonorganismen müssen also bei steigender Temperatur ihre Sinkgeschwindigkeit verkleinern, wenn sie nicht, wie z. B. *Bosmina longirostris* in dänischen Seen, in tiefere Schichten sinken sollen. Das geschieht nun nach Wesenberg-Lund:

A) durch Vergrößerung der Oberfläche, bewirkt durch

1. Verkleinerung des Körpers,
2. Rauhwerden der Oberfläche (z. B. Rotiferen),
3. Fortsatzbildungen (Crista, Flagellum);

B) durch Vergrößerung des Durchschnitts rechtwinklig zur Vertikalen;

C) durch Veränderung des spezifischen Gewichtes.

Ostwald machte auch als erster den Versuch, die Zyklomorphose der Planktonten auf experimentellem Wege durch Temperaturänderungen des Wassers zu beeinflussen. Es gelang ihm, echte Planktoncladoceren, Hyalodaphnien, sowohl in Wasser von höherer (20—25°) als auch in solchem von niederer Temperatur (bei zirka 0°) zu züchten, und es ergab sich, daß zunächst die elterlichen Tiere nicht jene notwendige Plastizität des Körpers besitzen, um sich den durch die Temperaturänderungen bedingten Veränderungen der Schwebefähigkeit anzupassen, sondern wir finden deutliche Anpassungserscheinungen immer erst bei der folgenden Generation (Fig. 140).

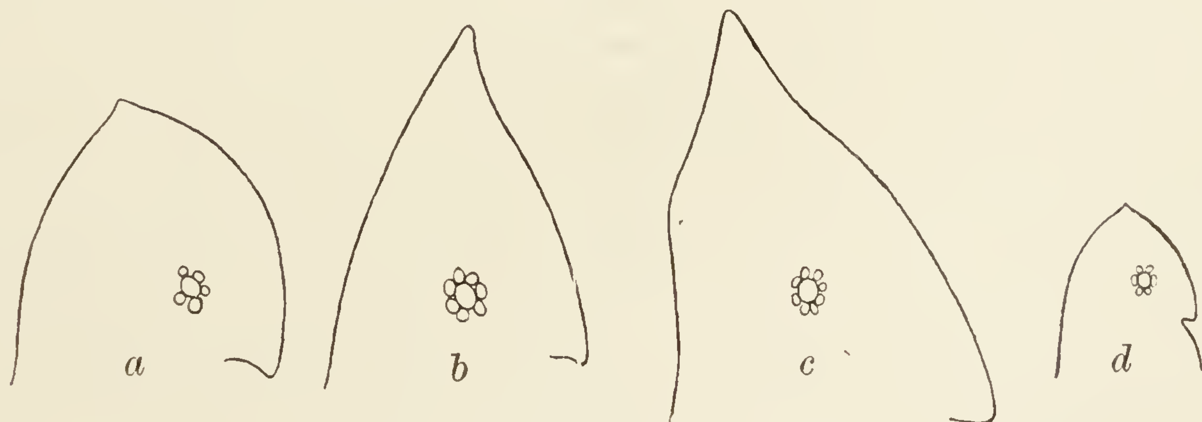


Fig. 140. Kopfformen bei verschiedenen Temperaturen gezüchteter Cladoceren *(Hyalodaphnia)* und zwar: *b* bei etwa 20° gezogenes Junges der Mutter *a*; *d* bei 0—5° gezogenes Junges der Mutter *c*. (Nach Ostwald.)

Bei etwa 20° gezüchtete, kurzhelmige Mütter lieferten langhelmige Junge, bei 0—5° gezüchtete, langhelmige Mütter hatten kurzhelmige Junge. Bei Formen, die in Zimmertemperatur (8—18°) gehalten wurden, zeigte ein Teil der Jungen ein mittleres Verhalten. Ostwald konnte weiter feststellen, daß der formgestaltende Einfluß der Temperatur nur von einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung an in Wirksamkeit tritt, daß er nicht während der ersten Entwicklungsstadien, sondern erst von einem gewissen embryonalen Stadium an, ungefähr zu Beginn der zweiten Hälfte der Entwicklung, vorhanden ist. Ostwald glaubt sich schließlich berechtigt, auf Grund seiner Experimente den „Saisonpolymorphismus" der untersuchten Planktonten nicht mehr wie bisher als „Temporalvariation", sondern als „Temperaturvariation" zu bezeichnen.

Und in der Tat kommt der Temperatur bei der Zyklomorphose eine hohe Bedeutung zu. So erklärt Brehm aus dem Ausfall nennenswerter Temperaturschwankungen in alpinen Seebecken, daß die Temporalvariationen alpiner Planktonten weit schwächer sind als im außeralpinen Gebiet, und Wesenberg-Lund sagt in seiner Studie über das Plankton zweier isländischer Seen: Die Saisonvariationen fehlen den Planktonten aller jener Seen, deren Sommertemperatur nie über 12° steigt, d. i. jene Temperaturgrenze, bei der die Variationen in den Seen der zentraleuropäischen Ebene aufzutreten pflegen. Lauterborn konnte den Satz aufstellen: „Die Größe des Panzers von *Anuraea cochlearis* verhält sich im Altrhein bei Neuhofen umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur." Vielfach scheint die wechselnde Ernährung, die zeitlich verschiedene Assimilationsintensität bei der Zyklomorphose von ausschlaggebender Bedeutung zu sein.

Woltereck fand, „daß neben der Temperatur besonders der Ernährung ein großer, vielleicht der größere Einfluß auf die Gestalt der Daphniden einzuräumen sei. Bei reichlichem Futter bildeten seine Daphniden auch bei niederer Temperatur Formen, die man bisher als typische Warmwasserformen zu betrachten gewohnt war".

Auf Grund seiner variationsstatistischen und experimentellen Untersuchungen an *Anuraea aculeata* kam endlich Krätzschmar zu dem bemerkenswerten Resultat, „daß sowohl Temperatur und damit innere Reibungs- als auch Ernährungs- und Lichtverhältnisse ausscheiden aus der Reihe der beeinflussenden Faktoren, daß nur nach Auftreten der Dauereier, deren Produzenten die kurzstacheligen Formen sind, langgestreckte Tiere im Plankton sich zeigen."

Wie haben wir uns endlich die Variationen jener Planktondiatomeen zu erklären, die durch einige Jahrgänge fortgehen und nicht

im Sinne Lauterborns als Zyklomorphosen gelten können? Ich glaube, daß wir auch hier bei dem Versuche einer Erklärung nicht mit dem einen Faktor, der „inneren Reibung“, unser Auslangen finden werden.

Ich möchte daher zur Erklärung der verschiedenen Variationsarten neben dem Faktor der inneren Reibung noch anführen: die Größe des Wohngewässers, meteorologische Einflüsse aller Art, Veränderungen in der Zusammensetzung des Planktons, vorzüglich durch Eintritt neuer Glieder in die lange, geschlossene Kette der Konsumenten und Produzenten, wechselnde Ernährungsverhältnisse, endlich die Art und Weise der Fortpflanzung.

Auf die Bedeutung des letzten Punktes hat schon Lauterborn hingewiesen: „Wir sehen nämlich, daß alle Organismen, bei denen bis jetzt sicher zyklische Variation nachgewiesen wurde, imstande sind, sich viele Generationen hindurch monogonisch zu vermehren, sei es durch Teilung *(Ceratium)*, sei es durch Parthenogenese (Rotatorien, Daphnien); Hand in Hand damit geht, daß die individuelle Entwicklung sehr rasch und direkt, d. h. ohne Einschiebung eines Larvenstadiums verläuft.“ Der weiter von Lauterborn beigebrachte Beweis des Fehlens einer Zyklomorphose bei Copepoden ist nun allerdings durch die Beobachtung an *Diaptomus gracilis* (Fig. 138) hinfällig geworden, allein es wäre doch vielleicht hier ein Zusammenhang des „Saisondimorphismus“ mit der Fortpflanzung insofern noch zu konstruieren, als man die Winter- und Sommerform mit der Entstehung von Subitan- bzw. Dauereiern in Zusammenhang bringen könnte, wenngleich auch letztere bisher gerade bei *Diaptomus gracilis* noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden sind. Doch rechnet E. Wolf mit der Möglichkeit des Auftretens von „Wintereiern“ bei diesem *Diaptomus*.

Auch das plötzliche Größerwerden durch einige Jahrgänge allmählich kleiner gewordener Diatomeen werden wir wohl durch die Annahme einer reichlichen Auxosporenbildung besser erklären können, als durch die Hypothese eines nachträglichen Wachstums des Individuums zum Ausgleich des Kleinerwerdens bei der Teilung. Bachmann konnte bei den Cyclotellen des Vierwaldstätter-Sees nachweisen, daß nach der Auxosporenbildung die Variationskurve mehrgipflig wird. O. Müller denkt an Mutationen im de Vriesschen Sinne; dazu liegt aber vorläufig kein Grund vor (Oltmanns).[1]

[1] Bei *Daphnia longispina* glaubt dagegen Woltereck eine „erbliche, sprungartig auftretende Variante der Rostrumlänge“ entdeckt zu haben.

Wir haben damit die für die Planktologie höchst wichtige Frage nach den Fortpflanzungsverhältnissen der Planktonten gestreift, die uns im nächsten Abschnitte beschäftigen soll.

4. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Planktonten.

Als auffälliger Unterschied, durch den sich Planktonten von ihren ufer- und grundbewohnenden Verwandten unterscheiden, wird allgemein ihre geringere Vermehrungsfähigkeit angegeben. Diese wird bei Zooplanktonten veranlaßt durch Produktion einer geringeren Anzahl von Eiern; es scheint sogar bei Süßwassercopepoden z. B. die Eizahl in gewissem Sinne im umgekehrten Verhältnisse zur Größe des Wohngewässers zu stehen. E. Wolf findet in einem Eiersack des *Diaptomus gracilis* der kleineren württembergischen Seen bis zu 40 Eier (allerdings kamen zuzeiten auch solche vor mit nur 4—6 Eiern). „Die ♀♀ vom Bodensee trugen aber nahezu durchweg nur 2—4 Eier im Eiersack.“ Sven Ekman gibt z. B. als Eizahl an für:

	im Norden	im Süden
Cyclops strenuus (*scutifer*)	bis 40, meist 15—30	2—14, meist 8
Diaptomus graciloides	bis 20, meist ca. 15	2—5, meist 2.

Überdies wechselt die Eizahl auch mit der Jahreszeit. So hat nach Wesenberg-Lund *Diaptomus graciloides* aus dem dänischen Esromsee im Winter 5—6 Eier in seinem Eiersack; die Zahl wächst zu Beginn der Sexualperiode (März) auf 7—9, gegen Ende derselben (Mai) auf 10—12, fällt dann auf 7—8, und in der Zeit von Juni bis Dezember findet man selten ♀♀ mit mehr als 4 Eiern.

Früher glaubte man die geringe Eizahl aus dem angeblichen Nahrungsmangel zu erklären, durch den sich das freie Wasser von Küste, Ufer und Grund oder kleineren Gewässern unterscheiden soll; man bezeichnete direkt die Planktonten als „Hungerformen“. Neuere Forscher möchten die Herabsetzung der Eimenge mit dem Bedürfnis nach erhöhter Schwebfähigkeit in Beziehung bringen. In diesem Sinne wäre das freie Absetzen der Eier ins Meerwasser als eine besondere Anpassungserscheinung an das Planktonleben zu betrachten und würde dann sogar eine enorme Fruchtbarkeit ermöglichen, wie z. B. bei gewissen Copepoden und Fischen (Damas).

Die größere Eizahl bei den Hochgebirgs- bzw. nordischen Formen werden wir aus der für die Fortpflanzungsgeschäfte so kurz bemessenen Zeit leicht erklären können; damit stimmt auch gut überein, daß nach Zschokke länger ausdauernde Planktontiere der Alpenseen, wie *Cyclops strenuus* und *Diaptomus bacillifer*, deren Fortpflanzungsperiode

über einen größeren Zeitraum sich erstreckt als diejenige der Daphnien, gleichzeitig nur wenig zahlreiche Eier hervorbringen.

Nicht nur bezüglich der größeren Eizahl, sondern auch in ihren Zyklomorphosen, vielleicht auch in der Art der Lokalvarietätenbildung und auch in der Art der Fortpflanzungsperioden bilden die Bewohner des Nordens, der Gebirge, der kleineren Gewässer bzw. der Vadalregion der größeren eine biologisch zusammengehörige Gruppe, die sich vielfach durch ursprüngliche biologische und morphologische Merkmale auszeichnet, so daß wir wohl annehmen können, daß sich von ihr die echten Planktonten unserer größeren Seen ableiten lassen. Doch darüber später mehr!

Eine zweite, von der verringerten Eizahl ganz unabhängige, im Detail aber noch wenig beachtete Eigentümlichkeit des Planktons ist das langsame Tempo der Vermehrung, und zwar auch unabhängig von der Temperatur, denn daß die Vermehrung bei niederer Temperatur langsamer erfolgt als bei höherer, ist ja allbekannt.

Ich erinnere hier an die Experimente von Karsten an *Sceletonema* (Fig. 141) in ruhigem und bewegtem Wasser. Karsten fand, daß sich die künstlich, durch das bewegte Wasser schwebend, also planktonisch erhaltenen Sceletonemen nur halb so schnell wie die in den sonst völlig gleich behandelten Kulturen mit ruhig stehendem Wasser vermehrten.

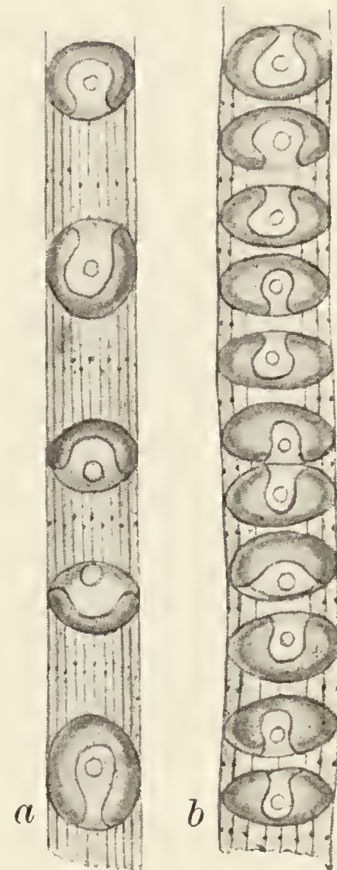


Fig. 141.
Sceletonema costatum (Grev.)
(Nach Karsten.)
a Normal ausgebildete Zellreihe; *b* eine Zellreihe aus einer in ruhig stehendem Wasser gehaltenen Kultur.

Der aus normalen Lebensbedingungen zu völliger Ruhe auf dem Boden des Kulturgefäßes gebrachte Organismus wird durch die jetzt in stets gleicher Richtung einwirkende Schwerkraft zu sehr viel energischerer Vermehrung angeregt. Die im normalen Leben zum Aufbau der Schalen, speziell der den Schwebeapparat bildenden Kieselstäbchen verwandte Energie und Materialmenge geht auf bei der gesteigerten Teilungstätigkeit, und es bleibt für die Ausbildung der (überdies im Ruhezustand ganz unnötigen) Kieselstäbchen nichts übrig. Sobald aber durch passive Bewegung im Wasser das Bedürfnis nach einem Schwebeapparat angeregt wird, muß der Organismus, der gleichzeitig durch stete Lageänderung von der Schwerkraft unabhängig wird, die Vermehrungstätigkeit einschränken und das Material wieder für den Ausbau der Kieselstäbchen verwenden. „Das Verhältnis von Zellvermehrung und Ausrüstung wird

nach Maßgabe der äußeren Verhältnisse vom Organismus selbstregulatorisch geregelt."

Sehr wichtig ist auch folgende Beobachtung Karstens, daß nämlich gegen das Ende der Vegetationszeit die Intervalle zwischen je zwei Zellen kürzer werden. „Vermutlich dient dieses Kürzerwerden der Intervalle, welches einer Verminderung der Schwebfähigkeit gleichkommt, dazu, das Untersinken auf den Grund zu ermöglichen, wo die *Sceletonema*-Individuen der Wiederkehr ihrer Vegetationsperiode harren."

Dadurch wird unsere Aufmerksamkeit auf die tiefgreifenden Beziehungen gelenkt, die zwischen Plankton und Benthos bestehen. Ein großer Teil der Planktonten ist während eines bestimmten Lebensabschnittes auf (allerdings meist nicht aktives) Leben im Benthos angewiesen. Diese direkte Abhängigkeit vom Benthos bringt es mit sich, daß mit dem Kleinerwerden des Wohngewässers sich schrittweise der echt planktonische Charakter der Bewohner des freien Wassers verwischt.

Die in der Entwicklung der Organismen begründeten Beziehungen zwischen Plankton und Benthos sind mehrfacher Art:

1. pflegt eine große Anzahl von Planktonten ein Ruhestadium als Cyste oder Dauerei benthonisch zu verbringen;

2. entsenden viele Organismen des Benthos ihre Jugendstadien (Larven) zum Zwecke leichterer Ausbreitung der Art in den planktonischen Lebensbezirk;

3. endlich kann durch Generationswechsel der Lebenszyklus in einen planktonischen und benthonischen geteilt werden. Eine Unterart des Generationswechsels, die Metagenese, d. h. den gesetzmäßigen Wechsel einer geschlechtlichen mit einer oder mehreren ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen (Ammen), finden wir bei Hydroiden und Acalephen. Nur eine einzige der letzteren hat das benthonische Stadium aufgegeben und lebt durchaus planktonisch: *Pelagia* (Fig. 93, S. 107).

Alle jene Organismen, die zeitlebens planktonisch bleiben, können wir als perennierend oder holoplanktonisch, alle anderen als nur temporär oder periodisch, mero- oder hemiplanktonisch bezeichnen.

Nach der in dieser Weise geschaffenen Einteilung werden wir alle oder doch nahezu alle Hochseeplanktonten perennierend nennen können, während ein großer Teil des Küsten- und Süßwasserplanktons der zweiten Gruppe angehört.

Betrachten wir zunächst aus dieser alle jene Formen, in deren planktonischen Lebenslauf ein Ruhezustand am Grunde des Gewässers eingeschaltet ist. Die biologische Bedeutung dieser Ruhezustände ist mehrfacher Art.

1. Lange Zeit glaubte man, sie hätten lediglich den Zweck, ein Aussterben der Art bei ungünstigen Lebensbedingungen zu verhindern, also z. B. bei Nahrungsmangel, Eintrocknen des Wohngewässers, und vor allem während des Winters; man sprach darum von Sommer- und Wintereiern, weil man meinte, daß z. B. Cladoceren und Rotatorien nur während des Winters in jenen Ruhezustand verfallen.

In diese erste Kategorie von Ruhestadien gehören wohl auch die von Haecker entdeckten Dauereier einiger planktonischer Copepoden (Fig. 142).

2. Bei durch längere Zeit parthenogenetisch sich fortpflanzenden Planktonten steht der Eintritt in ein Ruhestadium gewöhnlich mit vorhergegangener zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in kausalem Zusammenhang.

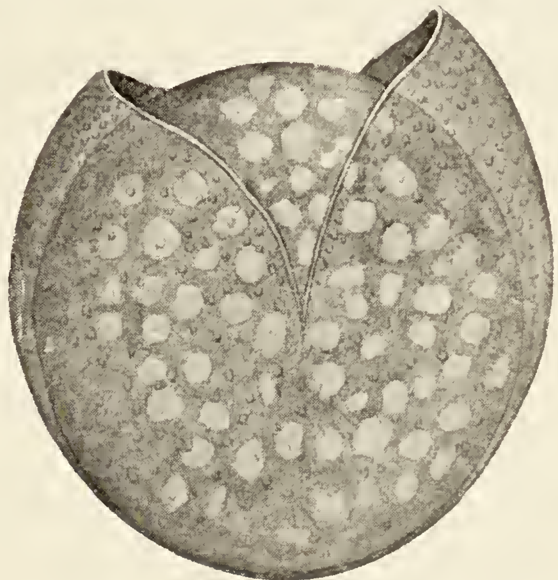


Fig. 142.
Dauerei von *Diaptomus vulgaris Schmeil*, äußere Hülle gesprengt. (Nach E. Wolf.)

Der Zeitpunkt des Eintrittes geschlechtlicher Fortpflanzung ist von gewissen „inneren Ursachen" des Organismus abhängig, nach R. Hertwig von der sog. „Kernplasmarelation". Dieser Ausdruck soll besagen, daß für jede Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis von Kernmasse zu Zellmasse gegeben ist, welches man durch den Quotienten $\frac{k}{p}$ (d. h. Kernmasse durch Protoplasmamasse dividiert) ausdrücken kann. Nun führt „autogene" Zellentwicklung, wie sie der vegetativen (ungeschlechtlichen) und parthenogenetischen Fortpflanzung eigentümlich ist, zu einer Störung der Kernplasmarelation, indem die Kernsubstanz allzusehr auf Kosten des Plasmas zunimmt; die Kernplasmarelation erleidet daher eine Modifikation nach der männlichen Seite hin, denn für die männlichen Individuen (bei Einzelligen) bzw. die männlichen Geschlechtsprodukte (bei Vielzelligen) ist ja im Gegensatz zu den Weibchen bzw. Eiern das quantitative Vorherrschen des Kernes dem Zellplasma gegenüber charakteristisch.

3. Wir haben also die Einschaltung einer Ruheperiode und im Zusammenhang damit einer digenen Fortpflanzungsperiode als eine prinzipiell bei fast allen temporären Planktonten mögliche Erscheinung kennen gelernt und allein aus „inneren Ursachen" zu erklären versucht, und wir haben somit die wohl immer mitwirkenden „äußeren Ursachen" nur als regulative, in ihrer Stärke wechselnde Faktoren zu

betrachten: sie sind es vielleicht, die jenen bestimmten Rhythmus, den Wechsel autogener und amphigener Entwicklung der Planktonten veranlassen, den wir im folgenden an einigen Beispielen beleuchten wollen.

Einer dieser äußeren Faktoren ist das Austrocknen des Wohngewässers. Er fällt für Planktonten nur wenig in Betracht, da meist — in unseren Breiten wenigstens — nur kleinere Wasseransammlungen periodisch auszutrocknen pflegen, denen eben wegen ihrer Kleinheit ein echtes Plankton fehlt. Anders liegen die Verhältnisse in den großen periodischen Seen, die leider biologisch noch ungenügend durchforscht sind.

Einen vielleicht nicht ganz unwichtigen Faktor stellt jedenfalls der Verlauf der Temperaturkurve des Wohngewässers dar. Seine Beziehungen zum Fortpflanzungsgeschäft der Cladoceren hat im Anschluß an die oben kurz skizzierten Hertwigschen Ideen Issakowitsch auf experimentellem Wege genauer festzustellen versucht.

Woltereck gelang es, eine zyklisch sich vermehrende *Daphnia* durch gleichmäßig auf der Höhe gehaltene Assimilation (reiche Ernährung und mittlere bis hohe Temperatur) dazu zu bringen, sich über ein Jahr lang rein parthenogenetisch zu vermehren.

Bei Rotatorien findet Krätzschmar eine allmählich wachsende Abnahme der Vitalität der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen, eine Art »seniler Degeneration«, die zur Bildung kleiner Männcheneier und nach dem Ausschlüpfen der Männchen zur geschlechtlichen Befruchtung führt. In der Folge entstehen dann Dauereier, deren Embryonen schon wieder das Vermögen der Parthenogenese ungeschwächt in sich tragen. Bei *Anuraea aculeata* soll mit diesem sexuellen Zyklus auch der »Saisonpolymorphismus« ursächlich zusammenhängen, indem unabhängig von äußeren Einflüssen aus den Dauereiern immer langstachelige Formen hervorgehen (*Anuraea aculeata typica*), die infolge der weiteren parthenogenetischen Fortpflanzung immer mehr degenerieren, kleiner und kurzstacheliger werden (*A. a. brevispina, valga, curvicornis*), bis mit dem Auftreten der Männchen und nachher der Dauereier die Kolonie sich von ihrer Erschöpfung wieder erholt.

Bei den Cladoceren nun können wir nach Weismann poly- (bzw. di-), mono- und azyklische Formen unterscheiden. Bei den ersteren wird die parthenogenetische Fortpflanzung durch viele (oder wenigstens zwei) digenetische Sexualperioden im Jahre unterbrochen, bei den monozyklischen nur durch eine solche; die monozyklischen sollen sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen.

Wie bei der Beurteilung der Zyklomorphosen werden wir auch

beim Studium der zyklischen Fortpflanzung bei den Formen des Nordens, der Hochgebirge, in gewissem Sinne vielleicht auch bei den Bewohnern kleiner Gewässer, der Ufer und Küsten, ursprünglichere Verhältnisse vorfinden: das Auftreten der Männchen und Dauereier ist hier eine regelmäßigere Erscheinung. „Arten, die im mittleren und südlichen Europa nur Parthenogenesis kennen, pflanzen sich im Norden auch zweigeschlechtlich fort. . . Die eigentlichen Hochalpengewässer beherbergen nur polyzyklische Cladoceren, d. h. solche, die imstande sind, im Laufe eines Jahres mindestens zweimal Dauereier zu bilden. . . Arten von Cladoceren, die unter günstigen Umständen in der Ebene azyklisch sind und sich nur parthenogenetisch fortpflanzen, bleiben im Hochgebirge unter allen Umständen polyzyklisch (*Chydorus sphaericus*).“ Besonders fällt das an der Gattung *Bosmina* auf. Sie hat in Gewässern des Flachlandes die sexuelle Vermehrung nahezu ganz aufgegeben, im Gebirge bleibt sie polyzyklisch (Zschokke).

Ähnlich wie bei den Cladoceren liegen auch die Verhältnisse bei den Rotatorien, bei denen wir mit Lauterborn Sommerformen, Winterformen und perennierende Formen unterscheiden können. Die beiden ersten sind meist planktonisch und monozyklisch, die perennierenden können auch in kleinen Tümpeln vorkommen und sind di- oder polyzyklisch, d. h. es treten „Geschlechtsweibchen“ mit Dauereiern auf, daneben aber immer noch Jungfernweibchen, die auf parthenogenetischem Wege den Bestand erhalten. Es ist somit hier mit dem Auftreten der Dauereier der Lebenszyklus der Art nicht abgeschlossen. Ähnliche auf Grund verschiedener Fortpflanzungsweisen aufgestellte „biologische Varietäten“ entdeckte E. Wolf auch unter den Copepoden; so zerfällt z. B. *Cyclops strenuus* in

1. eine Winter- bzw. Hochgebirgsform, d. i. eine Form, die plötzlich in den Herbstmonaten auftritt, schnell in Fortpflanzung tritt, die den ganzen Winter über in wechselnder Stärke andauert, im Frühjahr aber ebenso plötzlich wieder verschwindet und den ganzen Sommer über nicht mehr zum Vorschein kommt. Im Hochgebirge erscheint die Hauptfortpflanzungsperiode dieser typisch glazialen, stenothermen Kaltwasserform auf den Sommer verlegt; die Ovogenese ist verkürzt, die Eiproduktion (nach Haecker) beschleunigt. In der Ebene und im Hochgebirge ist sie in ihrem Vorkommen an niedere Temperaturen (4—12° C nach Zschokke) gebunden;

2. eine Form kleiner Seen und Teiche, die sich das ganze Jahr über fortpflanzt;

3. eine rein pelagische Form, die nur eine größere Fortpflanzungsperiode (im Frühjahr) aufweist.

Ebenso lassen sich bei *Diaptomus vulgaris* zwei Formen unterscheiden, von denen die eine sich während des Winters lebhaft fortpflanzt, während die andere zur Überwinterung Dauereier erzeugt (s. Fig. 142, S. 143).

Aus allen diesen Beispielen ersehen wir, daß im Süßwasser die Beziehungen des Planktons zum Boden des Gewässers recht innige sind, und zwar hauptsächlich bedingt durch das Auftreten von Ruhestadien, während die Beziehungen der zweiten eingangs erwähnten Art, das Entsenden planktonisch lebender Larven von seiten der Grundfauna, nur in wenigen Fällen uns begegnen wird. Immerhin konnte kürzlich Wesenberg-Lund zeigen, daß die Zahl der pelagischen Eier, Larven und Dauerstadien im Süßwasser nicht so verschwindend klein ist, wie man bisher angenommen hatte.

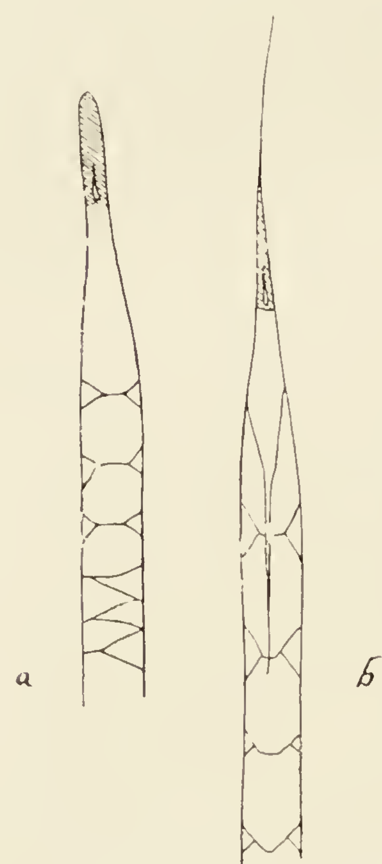


Fig. 143. *Rhizosolenia hebetata (Bail).* (Nach Gran.) *a f. hiemalis Gran; b f. semispina (Hensen).*

Im Haliplankton selbst werden wir noch die meisten Ruhestadien im neritischen Plankton antreffen, namentlich unter den einzelligen Planktonten; doch sehen wir durch die Fortpflanzung zuweilen selbst noch im offenen Meere Beziehungen zwischen Plankton und Benthos gegeben, wo wir sie nicht vermuten würden. So glaubt Wille aus der Verbreitung und der Art des Vorkommens (als Wasserblüte) des bekannten *Trichodesmium erythraeum* Ehbg. (Fig. 18, S. 49) auf eine noch unbekannte Fortpflanzungsart dieses Phytoplanktonten auf dem Meeresgrunde schließen zu dürfen. Gewöhnlich werden aber die Dauerstadien von Hochseeplanktonten nicht bis zum Meeresboden gelangen, sondern nur in tiefere Schichten absinken. Das gilt namentlich von den Ruhezuständen der assimilierenden Phytoplanktonten, die ja in diesem Zustande vom Lichte unabhängig ohne Nachteil in die Tiefe sinken können — wir können sie füglich Schwebesporen nennen.

Die Dauersporenbildung mancher Diatomeen kann zu einem eigenartigen Dimorphismus führen.

Gran machte an der in Teilung begriffenen, dickschaligen *Rhizosolenia hebetata* (Fig. 143) die Beobachtung, daß die neuen Schalen vollkommen einer bisher als besondere Art angesehenen, dünnschaligen Form, der *R. semispina* glichen, und es ist daher der Gedanke naheliegend, die *R. hebetata f. hiemalis* als eine Art Dauerspore der dünnschaligen *R. semispina* anzusehen.

Auf eine weitere eigenartige, als Anpassung an das planktonische

Leben zu deutende Fortpflanzungsweise planktonischer Diatomeen machen noch Karsten und Gran aufmerksam; ich meine die Mikrosporenbildung, die bisher bei Arten der Gattungen *Coscinodiscus, Chaetoceras, Rhizosolenia, Biddulphia* und *Corethron* festgestellt werden konnte.

Für das tierische Haliplankton ist, wie erwähnt, im Gegensatz zu dem Limnoplankton die große Zahl der von Küsten- und Bodenformen ins freie Wasser entsendeten Larvenformen äußerst charakteristisch. Schon aus dem Äußeren der Eier und Larven können wir auf eine ausgedehnte oder beschränkte Schwärmzeit schließen. Nach Haecker geben große, dotterreiche und undurchsichtige Eier langsam sich entwickelnde und wenig bewegliche Larven mit kurzer Schwärmzeit, während kleine, dotterarme, durchsichtige Eier rasch sich entwickelnde, echt pelagische Larven liefern. So können einerseits die in der Dotterspeicherung begründete Brutpflege und andererseits die Einrichtungen des pelagischen Schwärmstadiums als Erscheinungen von homologer, ernährungsphysiologischer Bedeutung betrachtet werden. Die echt holoplanktonischen Phyllodociden, Alciopiden, Tomopteriden und Typhloscoleciden haben eine direkte Entwicklung und durchlaufen kein trochophoraähnliches Stadium.

In eigenartigster Weise wird durch besondere Fortpflanzungsverhältnisse der Übergang von benthonischer zu pelagischer Lebensweise bei gewissen Euniciden vermittelt. Die Ausbildung des sog. Palolo der Samoaner stellt eine abweichende Form der Epitokie dar. Bei vielen sich noch ausschließlich geschlechtlich fortpflanzenden Polychaeten erfährt die geschlechtslose (atoke) Jugendform bei der Geschlechtsreife eine Umwandlung in ein wie eine andere Art aussehendes (epitokes) Geschlechtstier. Beim Palolo und einigen verwandten Würmern tritt nun nach Ehlers „in der Art eine atoke und epitoke Form, am Individuum eine atoke und epitoke Körperstrecke auf". Die Würmer selbst leben in Höhlen und Spalten der Korallenriffe im Litoralbezirk (Palolosteine) und werden hier geschlechtsreif. Zweimal im Jahre, in den Monaten Oktober und November, und zwar am Tage des letzten Mondviertels, reißen die hinteren, mit reifen Geschlechtsprodukten angefüllten und entsprechend umgestalteten epitoken Körperstrecken ab und schwimmen unter heftigem Schlängeln und Schlagen in so großen Massen im freien Meere, also pelagisch umher, daß die See an solchen Stellen „mehr fest als flüssig erscheint" und angeblich schon in einer Tiefe von 4 inches (= 10,16 cm) ein Taschentuch unter der Masse der Würmer nicht mehr sichtbar ist (Collin).

Hier mag auch der im geschlechtsreifen Zustande planktonisch lebende *Polygordius epitocus* Erwähnung finden, den Davydoff im

Malayischen Archipel entdeckte. Auch bei diesem Wurm reißt das hintere mit Geschlechtsprodukten angefüllte Körperende ab und schwimmt selbständig weiter, während das Vorderende ein neues Hinterende regeneriert.

Schwierig ist es, für den Zeitpunkt der Geschlechtsreife, des Auftretens von Larvenformen da und dort bestimmte Gründe namhaft zu machen. Daß auch im Meere die Temperatur dabei eine große Rolle spielt, ist außer Zweifel. Oft sind Fortpflanzungsgeschäfte und Schwärmzeit der Larven an bestimmte Tageszeiten (oder besser Nachtzeiten) gebunden.

So führt Blanc das massenhafte nächtliche Plankton des Genfer Sees auf die ausgiebige nächtliche Vermehrung gewisser Planktonten wie *Ceratium hirundinella* und auf die hauptsächlich nachts stattfindende Verwandlung der Copepodennauplien in die geschlechtsreifen Tiere zurück, eine Angabe, die allerdings später von Burckhardt bestritten wurde.

Auch die Radiolarienvermehrung dürfte sich hauptsächlich in der Nacht abspielen, und dasselbe vermutet Lohmann von den Coccolithophoriden.

Die Eier des *Sipunculus* werden „des Nachts ausgeworfen, und zwar mag dies ungefähr um die Mitternachtszeit stattfinden" (Hatschek). Wir werden annehmen dürfen, daß viele planktonische Larvenformen benthonischer Tiere zur Nachtzeit ihre große Reise ins freie Wasser antreten, so auch Fischlarven (Lo Bianco).

Leider besitzen wir über den Ablauf des Vermehrungsrhythmus der Planktonten noch wenige verläßliche Zahlenangaben. Auf ihren Wert zur genauen Feststellung der Planktonproduktion hat schon Hensen hingewiesen.

Er berechnete den durchschnittlichen Vermehrungszinsfuß von einer Süßwasser-Peridinee, *Ceratium hirundinella*, zu 1,2; die Zahl besagt, daß jede Zelle sich nach 5 Tagen durchschnittlich geteilt hat. Auf ganz anderem Wege, nämlich auf Grund direkter Beobachtung, kommt Karsten bei der schon erwähnten *Sceletonema* (Fig. 141, S. 141) zu einem ähnlichen Resultat.

Nehmen wir mit Lohmann 1,3 als durchschnittlichen Vermehrungsfuß des Kieler Phytoplanktons an, so würde ein Individuum in einem Monat, wenn jede Zerstörung ausgeschlossen würde, seine Nachkommenschaft auf 2600 Zellen zu bringen vermögen.

Unter den Zooplanktonten beträgt die Lebensdauer der Rotatorien (die Angaben Maupas über *Hydatina senta* gelten nach Lauterborn vielleicht auch für *Anuraea*) im günstigsten Falle, bei 18° C 13 Tage. Ein bei 15° C abgelegtes *Hydatina*-Ei entwickelt sich erst in 69 Stun-

den zu einem zum Eierlegen reifen Weibchen, während ein bei 24° C abgelegtes Ei schon nach 32 Stunden ein legereifes Weibchen ergibt.

Am leichtesten läßt sich durch kontinuierliche Planktonbeobachtung das Alter der planktonischen Larven von Benthostieren bestimmen, denn die Schwärmzeit der Art kann uns dann zugleich als Zeitmaß für die Schwärmzeit einzelner Individuen gelten. In der Tat sieht man auch beim Beginn der Schwärmzeit irgendeiner Larve immer nur wenige, sehr junge, kleine Exemplare, während die zuletzt gefischten Tiere groß sind und knapp vor der Umwandlung zum benthonischen Leben stehen. So dauert z. B. nach meinen Untersuchungen im Triester Golf das Larvenleben des *Polygordius* im Durchschnitt etwa 2 Monate, das des *Sipunculus* gegen 3 Monate, nach Hatschek im „Pantano" bei Messina nur einen Monat.

Nach Gardiner soll das Larvenleben der Trochophoren von Anneliden und auch Mollusken im allgemeinen weit kürzer sein, nur 4—5 Tage währen. Fast gleich kurz ist die Schwärmzeit der Planulalarven von Korallen und Actinien (7—8 Tage). Crustaceenlarven, namentlich Zoëen, werden 25—30 Tage alt. Auch Echinodermenlarven vermögen sehr lange (20—30 Tage) im Plankton bis zur vollendeten Metamorphose zu treiben. Unter den Ascidienlarven beträgt die Schwärmzeit der Molgulidenlarve meist nur wenige Stunden, die Larven von *Ascidia mammillata* sollen nach Kowalevsky mehrere Tage schwärmen.

Unter den Fischen kommt ein verhältnismäßig sehr langes Larvenleben den Aalen zu. So sind z. B. die im Juli in die ostpreußischen Flüsse aufsteigenden jungen Aale wenigstens gegen $1\frac{1}{2}$ Jahre alt und vermutlich die Nachkommen der fast 3 Jahre früher im Herbst seewärts gewanderten erwachsenen Aale.

Da ein möglichst langandauerndes planktonisches Larvenstadium für die Ausbreitung der Art von hohem Werte ist, werden wir zwischen dem Durchschnittsalter der planktonischen Larven und der Größe des Verbreitungsbezirkes ihrer benthonischen Eltern ein bestimmtes Verhältnis erwarten, und in der Tat lassen sich nach Gardiner aus der größeren oder geringeren Dauer der Schwärmzeit die verwandtschaftlichen Beziehungen der Litoralfaunen einsamer Inselgruppen zu den Nachbargebieten leicht bestimmen und erklären.

Von größtem Interesse ist die Lebensdauer und Vermehrungsgeschwindigkeit der ökonomisch so wichtigen Planktonten, der Copepoden, deren Lebensdauer überdies gegenüber den nicht planktonischen Formen, wie ich vermute, eine nicht unerhebliche Verkürzung erfahren hat.

Nach Burckhardt übersteigt das Alter unserer Süßwassercopepoden nie 18 Monate. Es wird:

Diaptomus laciniatus	14—18 Monate alt
Diaptomus gracilis	8?—14 „ „
Cyclops leuckarti	ca. 16 „ „
Cyclops strenuus	8?—14 „ „

Der schwedische *Limnocalanus macrurus* (Fig. 144) wird nach Ekman etwa 1 Jahr alt.

Interessant sind die Unterschiede in der Zeitdauer der Entwicklung nordischer und mitteleuropäischer Copepoden, auf die Ekman aufmerksam macht. Es braucht vom Ausschlüpfen der Nauplien bis zum Austreten der Eier in die Eiersäcke:

	In Nordschweden	In Mitteleuropa
Diaptomus denticornis	2 Monate	wahrscheinlich mehrere, sicher mehr als 2 Monate
„ *graciloides*	etwas mehr als 2 Monate	10 Monate
„ *laciniatus*	kaum 2 Monate	10—11 Monate

Über die Lebensgeschichte des wichtigsten marinen Copepoden, des *Calanus finmarchicus* (Fig. 23, S. 50) der Nordmeere, macht Gran folgende Angaben:

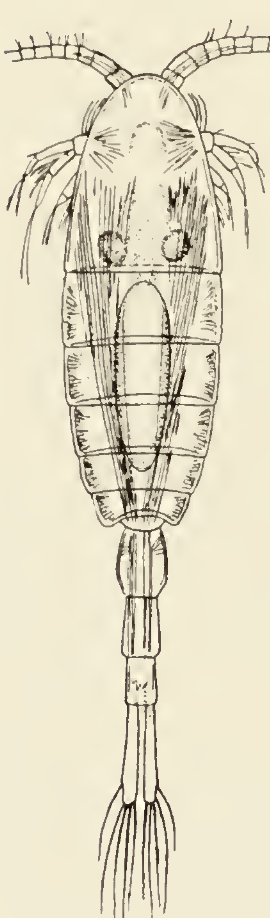


Fig. 144. *Limnocalanus macrurus O. Sars.* (N. G. O. Sars.)

1. *C. f.* hat eine für jedes Gebiet bestimmte Fortpflanzungszeit, und die Tiere sterben ab, nachdem sie sich einmal fortgepflanzt haben.

2. Die Fortpflanzungszeit ist an Norwegens Nordküste April-Mai; die Tiere können wahrscheinlich hier ihre ganze Entwicklung in einem Jahre vollenden.

3. Die Lebensdauer wird in verschiedenen Gebieten verschieden sein; äußere Faktoren können auf die Schnelligkeit der Entwicklung und dadurch auf die Lebensdauer einwirken. Eine Erhöhung der Temperatur beschleunigt die Entwicklung, ergibt aber kleinere Individuen; die einzelnen Häutungen und die Geschlechtsreife treten dann schon bei entsprechend kleineren Exemplaren ein.

Aus den Untersuchungen Damas' über den *Calanus finmarchicus* der Nordmeere scheint hervorzugehen, daß sich der Lebenszyklus dieses Copepoden in einem Zirkelstrom abspielt. Im Frühjahr treiben in einer von der Gegend der Insel Jan Mayen nach Süden gehenden

Strömung erwachsene Tiere beider Geschlechter und ältere Larvenstadien bis in die Gegend der Faröer, die letzteren vollenden auf diesem Wege ihre Metamorphose, und die aus den massenhaften Eiern ausschlüpfende Brut findet in dem reichen Phytoplankton dieser Breiten ausgiebige Nahrung. Die heranwachsende neue Generation wird dann von einer nordöstlichen Strömung an der norwegischen Küste wieder dem Polarmeere zugeführt, und der Zyklus ist damit geschlossen.

Die Cladoceren dürften, wie Burckhardt annimmt, höchstwahrscheinlich viel kürzer leben als die Copepoden und sich jedenfalls bedeutend schneller entwickeln.

Eine weitere Eigentümlichkeit einiger Planktonten ist endlich die frühe Reife der Sexualorgane. Von den in der Tiefe des Genfer Sees lebenden *Chironomus*-Larven vermutet Forel, daß sie sich auf dem Wege der Pädogenese vermehren und demnach ihre Metamorphose nicht zu Ende führen — eine nach neueren Angaben (Wesenberg-Lund) allerdings wenig wahrscheinliche Hypothese.

Es wurden ferner vielfach Medusen mit noch nicht vollzähligen Radialkanälen, Randbläschen und Tentakeln geschlechtsreif angetroffen. Dasselbe gilt von jugendlichen Siphonophoren. Diese Verhältnisse leiten zu der eigentümlichen, zyklischen Entwicklungsweise über, die Chun bei einigen Ctenophoren entdeckte und der er den Namen Dissogonie gegeben. Chun machte nämlich die Beobachtung, daß die Larven von *Eucharis* und *Bolina* schon kurz nach dem Verlassen der Eihülle geschlechtsreif werden; nach Abgabe befruchteter Eier werden die Geschlechtsorgane wieder rückgebildet, und die cydippenförmigen Larven verwandeln sich zu den ausgebildeten gelappten Ctenophoren, die nun zum zweiten Male geschlechtsreif werden. Es liegt hier demnach „der merkwürdige Fall einer doppelten geschlechtlichen Tätigkeit eines und desselben Tieres vor, die durch eine komplizierte Metamorphose unterbrochen ist“.

Von einigem Interesse für die praktische Fischerei ist endlich der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung planktonischer Fischeier. Den Forellenzüchtern ist längst bekannt, daß die Inkubationsdauer der Eier von *Salmo fontinalis* bei 50° F. 50 Tage in Anspruch nimmt, bei jedem Grad darunter oder darüber verlängert oder verkürzt sie sich dementsprechend um 5 Tage.

Unter Wärmesumme oder Tagesgraden versteht nun der Fischzüchter das Produkt aus der Inkubationsdauer und der mittleren Temperatur des Wassers, in dem die Eier sich entwickeln, und die so erhaltenen Zahlen sind innerhalb gewisser Grenzen konstant.

Zur Angabe der Zeit werden die Zahl der Stunden, für die Temperatur Grade in Celsius angegeben.

Bei *Pleuronectes platessa* (Fig. 145) z. B. betragen nun nach Dannevig:

bei	Inkubationsdauer	Tagesgrade
6° C	18 1/4 Tage	109,5
8° C	14 1/3 „	114,7
10° C	12 „	120,0
12° C	10 1/2 „	126,0

Die praktische Bedeutung der Konstanz der Tagesgrade zur Feststellung des richtigen Zeitpunktes des Versandes angebrüteter Fischeier liegt auf der Hand. „In bezug auf Seefische führt Heincke aus, daß man, die Konstanz der Tagesgrade für jede Fischspezies vorausgesetzt, auch die Dauer der Entwicklung der Eier in den verschiedenen Meeresteilen und zu den verschiedenen Jahreszeiten berechnen kann, wenn die mittlere Wassertemperatur für diese Zeit bekannt ist.“ Nach Reibisch läßt sich so auch berechnen, wann irgendwo auf hoher See gefischte Eier abgelegt worden sind.

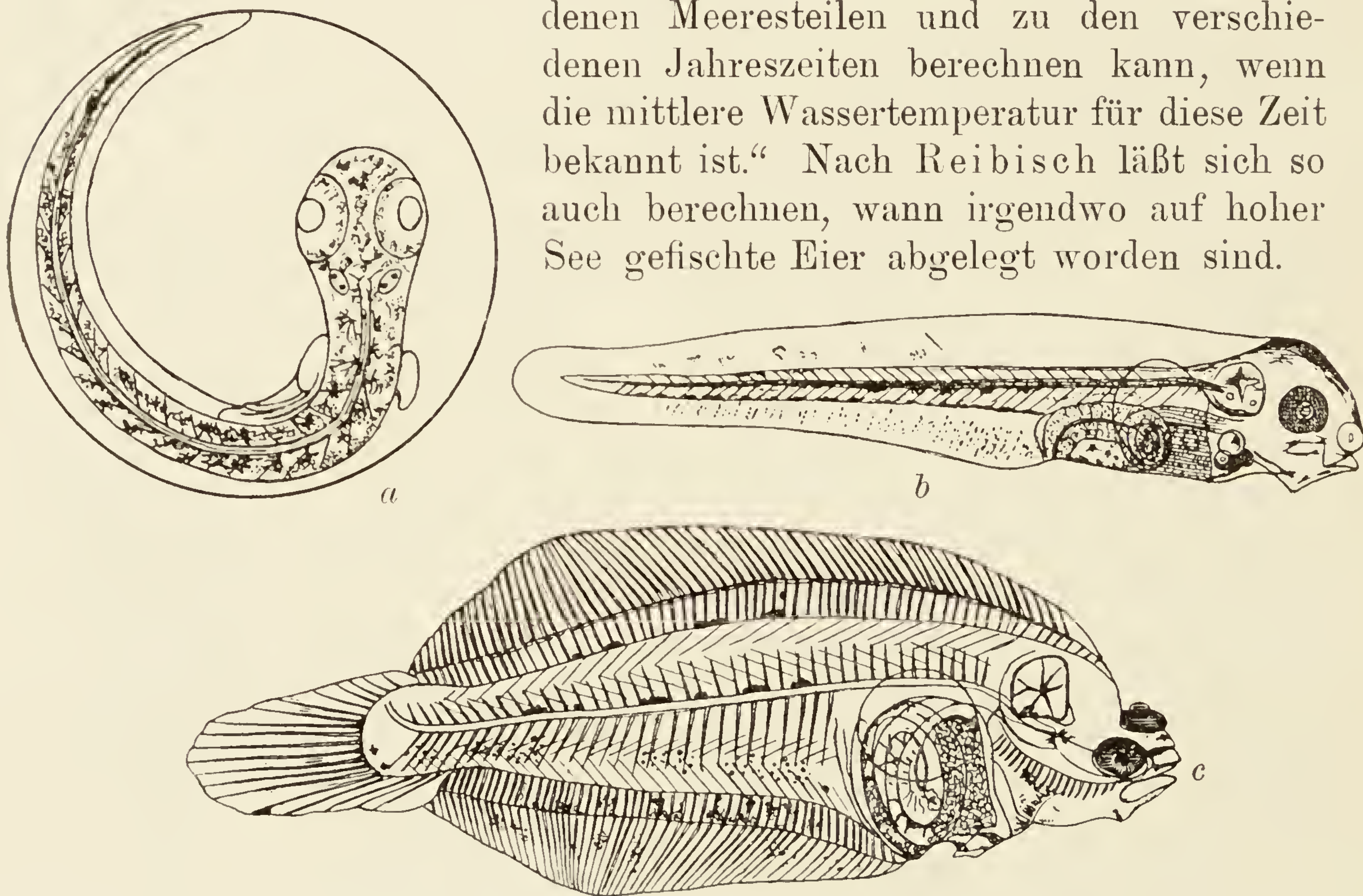


Fig. 145. Entwicklung von *Pleuronectes platessa L.* (Nach Ehrenbaum.)
a Künstlich befruchtetes Ei mit Embryo (Durchmesser 1,95 mm); *b* Larve nach Resorption des Dottersackes (Länge 7,5 mm); *c* Ältere Larve mit dem Auge auf der Kante (Länge 11,8 mm).

5. Die Farbe der Planktonten.[1])

Als höchster Grad der Anpassungsfähigkeit wird vielfach Farblosigkeit, verbunden mit Durchsichtigkeit angegeben, wie sie sich bei vielen Hali- und Limnoplanktonten vorfindet; doch ist die Farblosigkeit

1) vgl. hierzu die Farbentafel!

nie eine absolute. Wenn auch beispielsweise bei einigen Planktonfischen (*Leptocephalus*) sogar die rote Farbe des Blutes eingebüßt wurde, sehen wir doch wenigstens im Auge überall dunkle Pigmentzellen, und die dunklen Augen allein verraten dem geübten Planktonforscher die Anwesenheit solcher Formen im Fangglase. Es scheint, als wären Durchsichtigkeit und Farblosigkeit in erster Linie eine Folge rein physiologischer Vorgänge und erst sekundär durch Auslese als Schutzeinrichtung für die Planktonten von Belang.

Auch Doflein wendet sich gegen den Mißbrauch, der heute vielfach mit dem Begriff „Schutzfärbung" getrieben wird. „Wenn ich die ganze Fülle des Lichtes empfand, welches auf die unendliche Fläche niederstrahlt, stieg in mir der Gedanke auf, ob nicht die kristallene Klarheit der Tiere mit dieser Macht des Lichtes im Zusammenhang stände. Ist es nicht vielleicht für diese Tiere vorteilhaft, wenn die Mehrzahl der Sonnenstrahlen ihren Körper passieren muß, ohne gebrochen und reflektiert, ohne in besondere Energieformen umgesetzt zu werden? Und werden vielleicht besondere Strahlengattungen ausgenützt, wenn sie auf die grellgefärbten Organe im Innern der Tiere fallen? Besteht etwa ein großer kausaler Zusammenhang, welcher Luft, Wasser und lebende Substanz in bestimmter Weise aufeinander zu wirken zwingt?"

Daß das ungeminderte Licht der Oberflächenlage gewissen Planktonten tatsächlich verderblich ist, geht aus der Beobachtung Karstens hervor, nach der das Phytoplankton an der Oberfläche namentlich in Tropenmeeren sich vielfach in sehr schlechtem Zustande befindet: der Plasmakörper, u. z. speziell der Diatomeen, weniger der Peridineen, ist kontrahiert und abgestorben. Nur die Schizophyzeen scheinen in den allerobersten Wasserschichten am besten zu gedeihen. Aus ihrem großen Lichtbedürfnis erklärt sich andererseits auch ihre überaus große Empfindlichkeit gegen Versinken in tiefere Lagen.

Neben völliger Farblosigkeit finden wir blaue, violette und rote Farbentöne am häufigsten vor. Rot zeigt Abstufungen nach Gelb-Braun und findet sich in satten, bis tief dunklen Tönen hauptsächlich bei Tiefseeplanktonten vor.

Grüne Färbungen sind fast ausschließlich auf das Süßwasserplankton beschränkt.

Blau ist nach Brandt die typische Färbung der marinen Oberflächenplanktonten. Insbesondere scheinen Porpiten und Velellen (Fig. 31, S. 58) den tiefblauen warmen Meeren in trefflicher Weise angepaßt (Mimetismus durch Homochromie nach Joubin), was aber nicht zu verhindern vermag, daß sich Albatrosse und Seeschildkröten, Ianthinen und Schildfische mit Velellen ihre Mägen füllen (Moseley).

Pouchet machte auf einer Seereise die interessante Beobachtung, daß bei Physalien (Fig. 35, S. 66), je weiter man nach Süden vordringt, das rote Pigment über das blaue vorherrscht.

Partielle tiefblaue Färbung zeigt die bekannte, milchig-weiße *Pilema (Rhizostoma) pulmo* (Farbentafel Fig. 1) an den Randläppchen und Armkrausen. Eine interessante Anpassung an das pelagische Leben stellen jedenfalls unter den Aktinien die blauen Minyaden dar.

Ein blauer Farbstoff tritt ferner in den Nestern der koloniebildenden Radiolarien auf.

Blau sind zahlreiche, haliplanktonische Crustaceen: der Decapode *Virbius*, unter den Copepoden die bekannte *Anomalocera* (Farbentafel Fig. 4) sowie *Pontella*, die ich an den Küsten der „blauen Adria" oft in großen Scharen am Wasserspiegel beobachtete. Auch bei Süßwassercopepoden werden zuweilen, u. z. im Sommer, blaue Farbentöne beobachtet, so bei *Diaptomus vulgaris* (= *coeruleus*). Ebenso gefärbt sind mitunter Holopedien (Fig. 5, S. 17) und die Ovarien der Bosminen (Fig. 137, S. 134); die Embryonen der *Bosmina coregoni* des Achensees findet Brehm „prachtvoll saphirblau".

Violette Töne finden wir, wie erwähnt, bei tropischen Physalien, außerdem bei vielen Molluskenlarven. Die Veilchenschnecken, Janthinen (Farbentafel Fig. 2), verdanken ihren Namen ihrer Farbe.

Als Schutzfärbung deutet *Lo Bianco* die prächtigen blauen Tinten auf der Rückenseite pelagischer Jungfische (Mullus), sowie die silberweiße Bauchseite. Wenn man nämlich von unten her, aus dem Wasser in die Luft blickt, erscheint die Wasserfläche silberglänzend (Popoff, Kapelkin).

Grüne Farben werden, wenn wir von den zuweilen im Süßwasser stark vortretenden chlorophyllhaltigen Phytoplanktonten absehen, sowie von jenen Zooplanktonten, die ihre teilweise grüne Färbung unzweifelhaft ihrer vegetabilischen Nahrung verdanken, nur sehr selten angetroffen. Unter den Haliplanktonten erwähne ich *Halosphaera* (Farbentafel Fig. 5) und *Eutreptia* (Fig. 24, S. 51). Manche Planktoncopepoden zeigen blaugrüne Farbentöne. Brandt sah einmal eine grüne Balanoglossuslarve. Schon Joh. Müller fiel die grüne Farbe des Darmes mancher Echinodermenlarven auf.

Grünes Pigment finden wir ferner bei manchen Wurmlarven, u. z. handelt es sich hier sicher nicht immer um mit der Nahrung aufgenommenes Chlorophyll. Die reichere, grüne Pigmentierung mancher *Echiuruslarven* soll nach Hatschek durch schlechtere Lebensverhältnisse, vielleicht auch mangelhaftere Nahrung bedingt sein.

Helles Gelb, Gelbrot und Braun finden sich nicht oft, so bei

einigen Quallen (*Chrysaora*) (Farbentafel Fig. 6) und Turbellarien. Geradezu charakteristisch ist nach Simroth gelbbraun (neben violett) für die pelagischen Gastropoden. Hellbraun sind bisweilen Tomopteriden, Alciopiden, *Eucharis* und Salpen, gelblich die *Arachnactis*-larven, gelbes, aber auch grünes und braunes Pigment wurde bei einigen Sphaerozoen beobachtet, ganz dunkle, fast schwarze Farbentöne finden wir endlich an den Extremitäten einiger Copepoden (*Candace*).

Die rote Farbe gilt als typisch für die Bewohner kalter Gewässer. Im Süßwasser sind es neben dem Rädertier *Pedalium fennicum* vorzüglich Arten der Gattungen *Cyclops* und *Diaptomus*, die sich durch solche Farben auszeichnen: hochrot ist nach Frič der *Diaptomus denticornis* des Böhmerwaldes, grellzinnoberrot *D. graciloides* des Gemündener Maars; karmoisinrot nennt Richard die Diaptomiden des Kaukasus, und paprikarot findet v. Daday den *D. bacillifer* der Tatraseen. Zschokke sagt: Ein weit verbreitetes Merkmal von *Cyclops strenuus* im Hochgebirge ist seine äußerst lebhafte Rotfärbung. Sie findet sich außerdem bei hochnordischen Formen und — nur im Winter — bei den Bewohnern der tiefer gelegenen Seen und Teiche. So war es naheliegend, die Rotfärbung mit der tiefen Temperatur der Wohngewässer in Beziehung zu bringen, und Brehm kam zu der Ansicht, „es liege hier ein Kälteschutzmittel vor, indem diese roten Farbstoffe die Fähigkeit hätten, Schwingungszustände des Äthers zu modifizieren, nämlich Licht in Wärme umzusetzen". Auch bei überwinternden Sporen zahlreicher Algen entstehen plötzlich rote Farbstoffe, wie bei *Eudorina* (Fig. 25, S. 51), *Pandorina*, *Sphaeroplea* u. dgl., während die grünen Algen im Sommer keine solchen Färbungen zeigen.

Indessen scheint der Farbenwechsel der Copepoden (farblos oder blau im Sommer, rot im Winter) nicht ausschließlich von der Jahreszeit, sondern z. T. wenigstens auch vom Alter der Individuen beeinflußt zu werden. Nach *E. Wolf* sind nämlich im Titisee die jüngeren Stadien von *Cyclops strenuus* tief rot gefärbt, die erwachsenen Tiere aber sehen gelblich aus. Ziehen wir in dieser Frage zum Vergleich das Haliplankton heran, so erscheinen auf den ersten Blick die in nordischen Meeren so häufigen Schwärme roter Copepoden (*Calanus finmarchicus*, Fig. 23, S. 50) sehr zugunsten der oben erwähnten Hypothese zu sprechen, sowie nicht minder die Tatsache, daß auch bei Planktonten der Tiefsee wiederum rote Farben vorherrschen, die außerdem hier im blauen Lichte dunkel und schwerer wahrnehmbar sein müssen (Farbentafel Fig. 7—9). „Rot ist also in den Tiefen des

Meeres, die nur durch blaues Dämmerlicht erhellt werden, ebenso eine Schutzfarbe wie Schwarz" sagt Seeliger.

Durch purpurne, violette oder bräunliche Töne sind die charakteristischen Tiefseemedusen *Atolla* (Farbentafel Fig. 10) und *Periphylla* ausgezeichnet, „intensiv rot" gefärbt ist nach *Woltereck* der Conus der in der Tiefsee lebenden *Velella*larve (s. Fig. 182, S. 203), schwärzlich-violett der Magen einer von der „Valdivia" entdeckten, echten Tiefsee-Rippenqualle. Die schon früher erwähnte Tiefsee-Holothurie *Pelagothuria ludwigi* (Fig. 126, S. 122) ist nach Chun leicht rosa gefärbt, das Hinterende zeigt einen dunkleren, violetten Ton. Rot oder gelblich schimmern Pfeilwürmer (Fig. 127, S. 122), Typhloscoleciden und die seltene Pelagonemertes der Tiefsee, orangerot glänzen die Schalen des Ostracoden *Gigantocypris* (Farbentafel Fig. 8), ziegelrot sind die der *Conchoecia valdiviae*, hochrot oder schwarzbraun sind bathypelagische Schizopoden und Amphipoden; als tief dunkel, selbst schwarz, selten nur silberglänzend oder bunt gefärbt werden uns die Tiefseefische geschildert. Es ist auffallend, daß bei Stufenfängen von den Fischen der Gattung *Cyclothone* (Farbentafel Fig. 11) lediglich die stärker pigmentierten Arten (*livida, acclinidens, microdon, obscura*) in der Tiefe, die wenig pigmentierten, weißlich erscheinenden (*C. signata*) mehr in den oberflächlichen Schichten gefangen wurden (Brauer).

Es ergeben sich somit die Möglichkeiten, die rote Färbung der Tiefseefauna als Anpassung an die tiefe Temperatur der abyssalen Regionen zu deuten, oder als Schutzfärbung. Brauer meint, das dunkle Kleid leuchtender Tiefseefische gebe nur einen Untergrund ab, von dem sich das verschiedenfarbige Licht der Leuchtorgane um so besser abheben würde.

Indessen mögen bei der Rotfärbung noch manch andere Momente mitspielen. Eine Chlorophycee, *Botryococcus brauni* Kütz., ist in den Schweizer Seen rot während des Winters und grün zur Sommerszeit. In dänischen Seen aber ist sie nach Wesenberg-Lund im Sommer rot und im Winter grün. Wenn wir nun mit Chodat annehmen, daß das rote Öl das Chlorophyll vor zu intensiver Belichtung schützt, ließe sich die Verschiedenheit des Verhaltens der Alge vielleicht verstehen: in der Schweiz fällt die größte Zahl der klaren Tage auf den Winter, in Dänemark aber auf den Sommer. Die Alge schützt somit hier wie dort das Chlorophyll zur richtigen Zeit vor zu intensiver Belichtung. Während sich im Lago die Muzzano, der sich im Sommer stark erwärmt, jahraus, jahrein nur braunrote Kolonien finden, kommen allerdings in anderen Seen braune und grüne Kolonien nebeneinander vor (Amberg). Aber im Annecysee konnte le Roux die Beob-

achtung machen, daß diese Algen sich im Winter nach einer Reihe klarer, sonniger Tage rot färbten. Auch die roten „Augenflecke“ des *Ceratium* möchte le Roux als „Lichtschirm“ bei zu starker Beleuchtung deuten, da er sie hauptsächlich in der warmen Jahreszeit sah. Damit wäre dann die Beobachtung von Zacharias in Einklang zu bringen, daß Ceratien mit Augenfleck bisher hauptsächlich in südlichen Seen gefunden wurden. Klausener, der die „Blutseen“ der Hochalpen untersuchte, findet es auffallend, daß *Euglena sanguinea* in roter Form stets nur in solchen Tümpeln angetroffen wird, die stark von der Sonne durchleuchtet werden. In dieser Weise ließe sich auch die Rotfärbung der Salinenfauna erklären (*Dunaliella*) (Fig. 19, S. 49). Die Intensität der Rotfärbung ist der Lichtintensität proportional: der Farbstoff verschwindet, wenn die Flagellaten im Dunkeln gehalten werden. Im Sommer 1906, der reich war an sonnigen Tagen, war auch *Euglena sanguinea* äußerst massenhaft und stark gerötet. 1907 war das Gegenteil der Fall.

Zu einer wesentlich anderen Deutung der Rotfärbung gelangte auf experimentellem Wege Reichenow; nach ihm erklärt sich der Hämatochromgehalt der erwähnten Flagellaten „aus dem Stickstoffmangel der in einer an Lebewesen armen Höhe gelegenen Gewässer“.

Die rote Färbung der Copepoden endlich wird sich in manchen Fällen leicht aus der Nahrung der Tiere ergeben. Wesenberg-Lund erwähnt, daß in dänischen Seen die Copepoden kurz nach dem Produktionsmaximum der Melosiren, ihrer Nahrung, am meisten von roten Ölkügelchen erfüllt sind, und er vermutet daher, daß die Rotfärbung der erwähnten Kruster auf die mit der Nahrung aufgenommenen Ölkügelchen der Diatomeen zurückzuführen sei.

* * *

Versuchen wir nun, die Zooplanktonten, die hier ja fast ausschließlich in Betracht kommen, nach ihrer Färbung in ein biologisches System zu bringen. Rücksichtlich des Hochseeplanktons können wir da mit Brandt u. a. in vertikaler Richtung drei Zonen unterscheiden:

Unter den Bewohnern der obersten Schichten treffen wir, wie wir schon eingangs erwähnten (als Anpassung an die blaue Farbe südlicher Meere), nicht selten blaues Pigment an. Dementsprechend sollte man grüne Farbentöne bei den Planktonten der kalten grünen Meere vermuten; wir haben aber gehört, daß grüne Farben überhaupt bei Planktozoen äußerst selten vorkommen.

Vollständige Transparenz findet sich bei Tieren, „die nicht ihr ganzes Leben am Meeresspiegel zubringen, sondern zeitweilig auch in einiger Tiefe sich aufhalten“; zu diesen farblosen Bewohnern tieferer Wasserschichten, für die vollständige Farblosigkeit jedenfalls vorteilhafter ist als reines Blau, zählt Brandt Vertreter der Radiolarien, craspedoten Medusen, Siphonophoren, Sagitten und Borstenwürmer, ferner einige Pteropoden und Heteropoden, Phyllirhoen, *Echinospira* sowie kleine Tintenfische (*Cranchia*), von Krebsen Phronimiden, Schizopoden, *Lucifer*, ferner Feuerwalzen und Salpen, sowie endlich einige Fische (*Plagusia, Leptocephalus*).

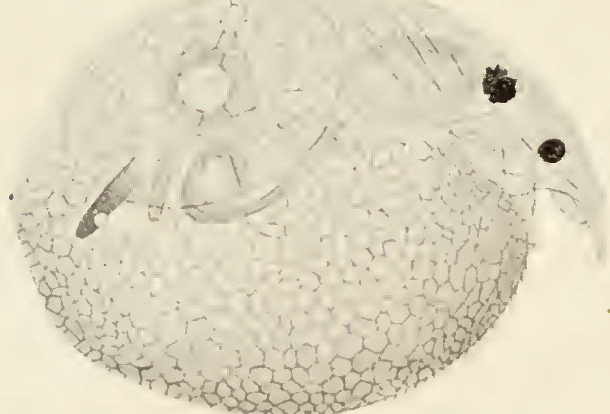


Fig. 146.
Chydorus sphaericus O. F. M.
(Nach Steuer.)

Schärfer als diese beiden Gruppen ist jedenfalls die dritte umschrieben, zu denen wir die eigentlichen Tiefseeplanktonten mit ihren roten, braunen, tiefvioletten bis samtschwarzen Farbentönen zu stellen hätten.

Im Süßwasser sind die Zooplanktonten großer Seen größtenteils farblos.

Aber auch in horizontaler Richtung, d. h. wenn wir die Bewohner des freien Wassers mit den Küstenformen bzw. im Süßwasser mit den Planktonten der Uferregion oder kleinerer Teiche vergleichen, wird es uns auffallen, daß hier die Färbungen häufiger und intensiver sind wie bei den Planktonten des freien Wassers. So ist der *Cyclops strenuus* unserer großen Seen gewöhnlich völlig farblos, während in Torfmoordistrikten diese Copepoden ein braunes Aussehen besitzen (E. Wolf). Ähnliche Farbenunterschiede wurden an europäischen und nordamerikanischen Diaptomiden festgestellt, ferner an Daphniden (*D. hyalina* und *longispina*). Die nur in einigen Seen planktonisch lebenden Ufer-Cladoceren *Chydorus sphaericus* (Fig. 146) und *Alonella nana* verraten sofort durch ihre Färbung ihre Herkunft.

Bezüglich des Haliplanktons machte Vanhöffen auf Grund der Valdivia-Ausbeute die interessante Wahrnehmung, daß die Gonaden der craspedoten Hochseemedusen glashell (*Aglaura, Rhopalonema, Cunina, Aegineta* usw.) oder grau, milchig, die der Küstenformen dagegen bunt (grün, grellweiß, braun, rot) gefärbt sind.

Resumierend können wir die bei Zooplanktonten auftretenden Farben in folgender Weise gruppieren:

1. Farblosigkeit und Hyalinität als angeblich vollkommenste Anpassung an das planktonische Leben, denn durchaus nicht alle voll-

kommen durchsichtigen und farblosen Planktozoen müssen deswegen ausnahmslos planktonisch leben, wie *Leptodora* (Fig. 147) lehrt, das klassische Beispiel eines Limnoplanktonten, der auch in ganz seichten Teichen und Wassergräben gefunden wurde.

2. Blaue und violette Farben als Anpassung an das blaue Wasser warmer Meere.

3. Die roten, braunroten oder dunkelvioletten Farbentöne der abyssalen Zooplanktonten werden, wie wir bereits erwähnten, mit den Licht- und Temperaturverhältnissen des kalten Tiefenwassers in Beziehung gebracht.

4. Auffallend grelles, gelbes oder sehr buntes Kolorit, wie wir es, zuweilen noch verbunden mit auffallenden Zeichnungen (Sterne, Flecken), an Schirmen und Armkrausen stark nesselnder Quallen beobachten, wird als Schreckmittel gedeutet (Bsp.: Ockerfarbe der Nesselfäden blauer Physalien, dunkler Stern auf der gelben Umbrella der *Chrysaora*, gelbe und violette Arme der *Cotylorhiza*).

5. In ihrer Färbung in keiner Weise angepaßte Planktonten sind zuweilen durch ihren Comensalismus geschützt.

6. Am vorteilhaftesten in Farbe und Zeichnung der Umgebung angepaßt ist jedenfalls die eigenartige Fauna der Sargassosee, die, wenngleich nicht mehr zum typischen Plankton gehörend, doch hier nicht übergangen werden kann. Grünliche und bräunliche Töne herrschen vor. Dabei ist die Grundfarbe marmoriert oder weißgefleckt.

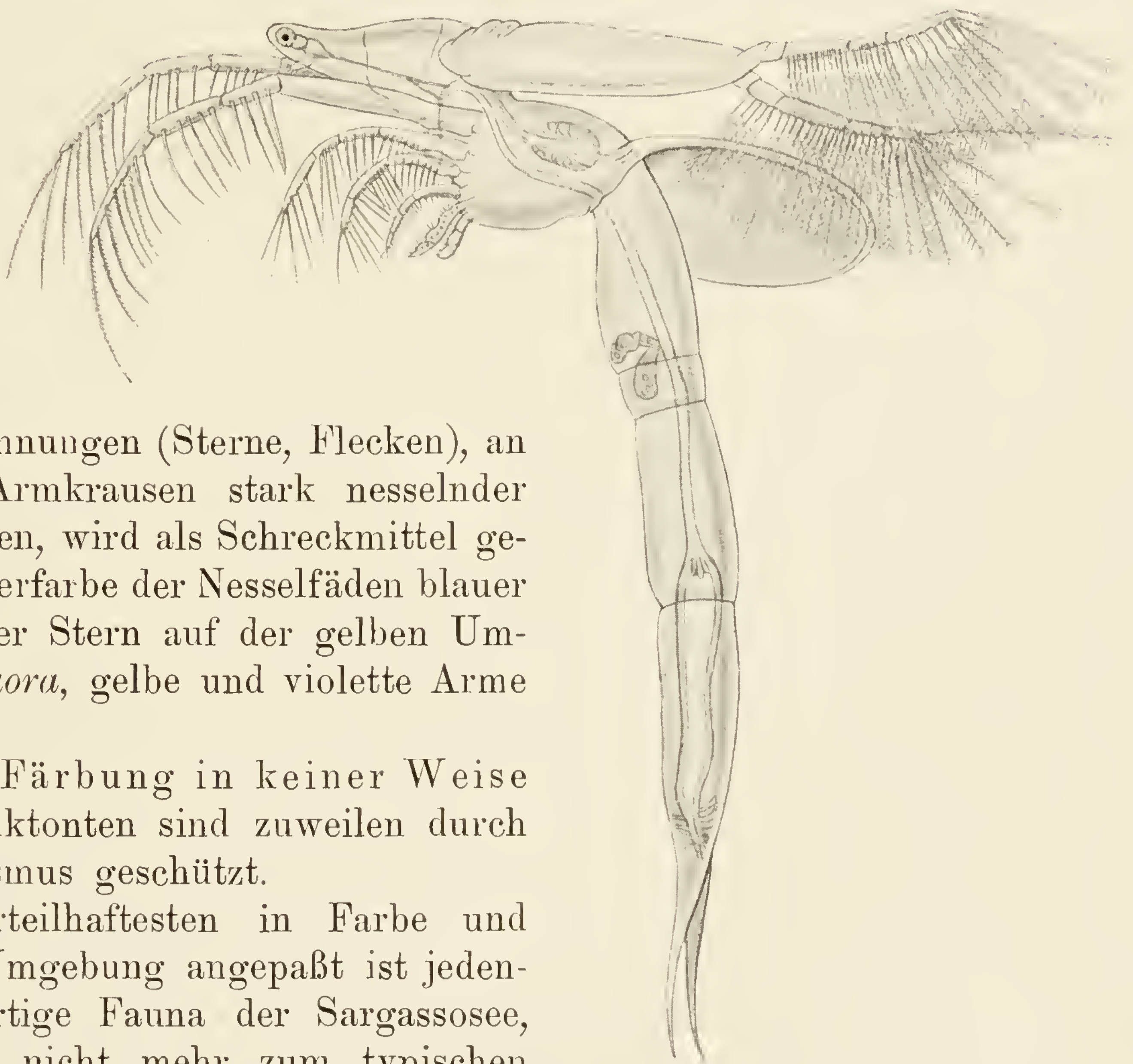


Fig 147. *Leptodora Kindti* (Focke). (Nach Lilljeborg und Weißmann.)

7. Besonders bunte Farben, wie sie im Süßwasserplankton von Weismann zuerst an *Bythotrephes* (Fig. 103, S. 112), später aber auch von jüngeren Zoologen an anderen Cladoceren (*Holopedium*, *Bosmina*, *Daphnia rectifrons*), an Copepoden (*Diaptomus*) und von Lauterborn in gleicher Schönheit an Rotatorien (*Pedalion mirum*, *Anuraea*

cochlearis usw.) beobachtet wurden, hielt Weismann irrtümlich für Schmuckfarben. Die Farben treten nämlich bei den Weibchen von *Holopedium* (Fig. 5, S. 17) auf, ehe es noch Männchen gibt, und sie sind verschwunden, wenn die Männchen erscheinen. Das Auftreten der bunten Farben soll vielmehr durch reichlichere Nahrung und wärmeres Wasser bedingt sein.



Fig. 148. *Chromophyton rosanoffi Woron.* (Nach Molisch.) *a* Lebende Individuen. Die helle Partie der Zelle ist Plasma, die dunkle, seitlich gelagerte der braune Chromatophor. *b* Dasselbe nach Behandlung mit 1% Osmiumsäure. Die Zelle, insbesondere der Plasmateil erscheint aufgebläht, die Geißel wird sichtbar.

Mit mehr Berechtigung könnte man bei einem marinen Copepodengenus, den irisierenden Sapphirinen (Fig. 100, S. 112), von „Schmuckfarben" reden, die hier, wenn vorhanden, fast ausschließlich dem männlichen Geschlecht zukommen.

Andere oft prachtvolle Farbenerscheinungen, wie sie z. B. an den Flimmerplättchen gewisser Rippenquallen, Arten der Gattung *Beroe*, *Eucharis* und dgl., auftreten, dürften nach Ambronn „aus der zarten Streifung dieser Plättchen als Spektralfarben, die durch ein enges Gitter hervorgerufen werden", zu erklären sein.

Unter den Siphonophoren lassen nach Chun bisweilen die Saftzellen des Ölbehälters von Calycophoriden einen grünlichen Schiller erkennen, der nicht an Pigmentkörnchen, sondern an den homogenen Zellinhalt anknüpft.

Endlich ist auch aus der Pflanzenwelt ein irisierender Planktont bekannt. Solereder beobachtete bei Wunsiedel in Bayern im Sommer und Herbst eine wunderbar goldglänzende Wasserblüte, die von einer Alge, *Chromulina* (= *Chromophyton*) *rosanoffi* Woron. (Fig. 148) gebildet wurde. Diese Alge hat, wie Molisch zeigen konnte, die Eigenschaft, ihren Farbstoff (Chromatophor) bei einseitiger Beleuchtung an die von der Lichtquelle abgewendete Seite zu dirigieren. Die auffallenden Strahlen werden nun von der wie eine bikonkave Linse wirkenden Algenzelle auf den Chromatophor konzentriert, so daß dieser hell beleuchtet und das Licht wie von einem selbstleuchtenden Punkte zurückgeworfen wird. (Fig. 149.)

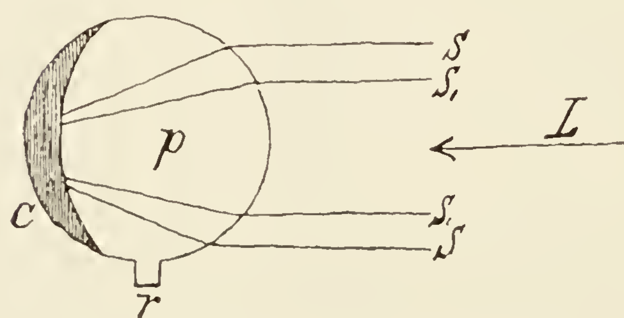


Fig. 149. Eine sehr stark vergrößerte, schematisch gezeichnete Zelle von *Chromophyton rosanoffi Woron.* (Nach Molisch.)

p Plasma; *c* Chromatophor; *r* Stielchen, mit dem die Zelle auf dem Wasserspiegel aufsitzt; *L* Lichteinfall; ss_1 parallel auffallende Strahlen, welche so gebrochen werden, daß sie gegen den Chromatophor konvergieren.

6. Lichtproduktion (Meerleuchten) und Lichtperzeption.

Gleichwie in bezug auf Formenmannigfaltigkeit und Farbenpracht das Plankton des Süßwassers sich mit dem des Meeres nicht messen kann, ist ihm auch das wunderbare Leuchtvermögen versagt geblieben.

Nur bei verhältnismäßig wenigen Organismen des Geobios sind bisher Posphoreszenzerscheinungen beobachtet worden (hauptsächlich bei Pilzen und Arthropoden); im Halobios sind sie sowohl unter den Organismen des litoralen und abyssalen Benthos wie im Pelagial weit verbreitet, in imposantester Weise aber treten sie uns in letzterem entgegen, und wenn wir von „Meerleuchten" sprechen, denken wir gewöhnlich nur an die Lichtproduktion des Pelagials. Immer und immer wieder wird dieses großartige Naturschauspiel von unseren Reiseschriftstellern geschildert, Poeten haben es besungen, aber nur selten wagt sich ein Künstler an die schwierige Aufgabe, die geschaute Pracht im Bilde festzuhalten.

Außer Adamson und Adler soll (nach Schleiden) Baster (1760) auf Grund mikroskopischer Untersuchungen festgestellt haben, daß die feurigen Punkte im Meerwasser nichts anderes seien als sehr kleine, leuchtende Tiere. Nach Bütschli läßt sich aber die Entdeckung eines Erregers des Meerleuchtens schon auf das Jahr 1742 zurückdatieren, denn es ist kaum zweifelhaft, „daß die von J. Sparshall beobachteten leuchtenden Meerestierchen echte Noctilucen waren. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschäftigte sich hauptsächlich Ehrenberg, der unermüdliche Erforscher kleinster Lebewesen, eingehend mit der Frage über das Leuchten der Tiere, während (nach Molisch) J. F. Heller (1853 und 1854) das Verdienst zugeschrieben werden muß, als erster das Leuchten der Photobakterien als einen vitalen Akt einer lebenden Pflanze, und zwar eines Pilzes, erkannt zu haben.

Wenn wir so zur Erkenntnis gelangt sind, daß das Meerleuchten an das Vorkommen lebender organischer Substanz unbedingt gebunden ist und Pflanzen und Tiere des Haliplankton an der Entwicklung von Licht beteiligt sind, wird es uns begreiflich erscheinen, wenn, entsprechend seinen verschiedenen Erregern, auch das Phänomen selbst uns nicht immer und überall in gleicher Weise entgegentritt.

Wir können etwa folgende Arten von Meerleuchten unterscheiden:

1. Ein allgemeines, in Farbe und Intensität einheitliches, von der Wasserbewegung, wie es scheint, unabhängiges, diffuses Leuchten größerer Meeresabschnitte, wie es namentlich im Indik beobachtet worden ist. Es verdankt seine Entstehung wohl den Leuchtbakterien,

dürfte demnach wie diese hauptsächlich nur in Küstennähe zur Beobachtung kommen.

2. Ein allgemeines, in der Farbe einheitliches, nur scheinbar diffuses Leuchten, das sich aber bei genauerem Zusehen als Funkeln, Aufblitzen und Verlöschen kleinster Organismen herausstellt und fast ausnahmslos bei nicht vollkommen glatter See, am schönsten im Kielwasser und an den Flanken des Schiffes zu beobachten ist; es rührt gewöhnlich von Flagellaten her.

3. Größere, hellere Funken als die eben beschriebenen deuten auf kleinere Metazoen (kleine Hydromedusen, Krebse).

4. Wenn sich zahlreiche, größere Feuerkörper im Kielwasser zeigen, kann man nach Vanhöffens Beobachtungen sicher sein, dort entweder *Pelagia* oder *Pyrosoma* oder beide vereint anzutreffen. Die kleineren, unter 2 und 3 erwähnten Leuchtorganismen verhalten sich zu diesen großen Leuchtkugeln wie kleine Sterne am Nachthimmel gegenüber dem durch leichtes Gewölk hervortretenden Vollmond.

* * *

Unter den Bakterien sind bisher etwas über 25, überdies z. T. noch recht mangelhaft beschriebene, leuchtende Arten aus den Gattungen *Bacterium (Micrococcus)*, *Bacillus*, *Microspira* und *Pseudomonas* nachgewiesen, und auch von diesen ist bis jetzt nur bei einem Bruchteil echt planktonisches Vorkommen sichergestellt. Auf der Hochsee scheinen Leuchtbakterien nur ausnahmsweise in größeren Mengen aufzutreten.

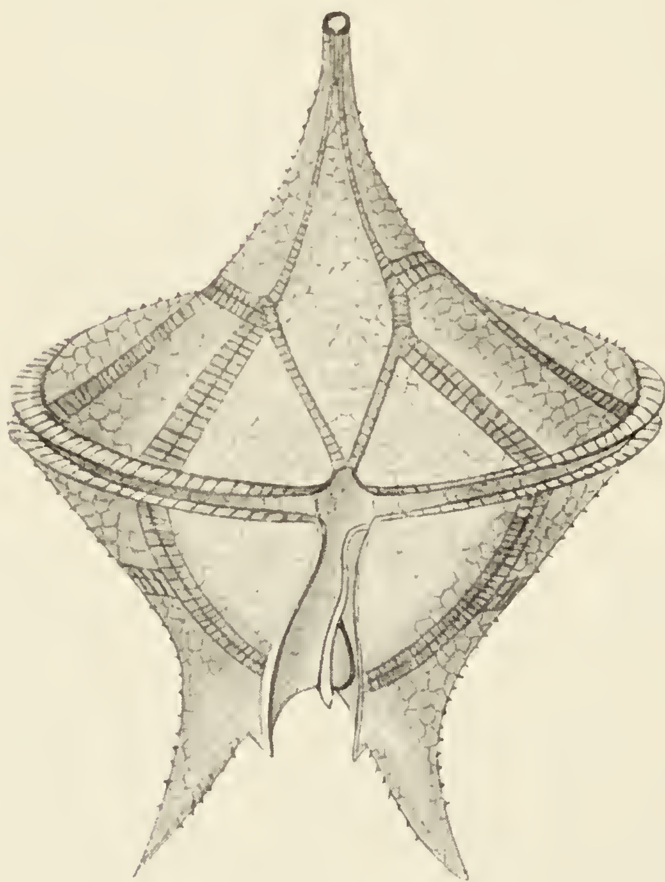


Fig. 150. *Peridinium divergens Ehrbg.* (Nach Stein.)

Lange bekannt ist aber das Leuchten der Peridineen, worüber Michaelis schon 1830 in Hamburg als erster berichtete. Reinke, der 1898 das Meerleuchten im Kieler Hafen untersuchte, erwähnt, daß es namentlich im Spätsommer und zur Herbstzeit in ausgezeichneter Schönheit zu beobachten sei und durch Peridineen erzeugt werde, unter denen *Ceratium tripos* vorherrsche. Am Meeresleuchten des Triester Golfes hat nach den Untersuchungen von Molisch *Peridinium divergens* (Fig. 150) einen hervor-

ragenden Anteil, während im Neapler Golf unglaubliche Mengen von *Blepharocysta splendor maris* ein prachtvolles Meerleuchten erzeugen sollen.

Über eine eigenartige Ausbeutung einer leuchtenden Peridinee, *Pyrodinium bahamense* (Fig. 151), von seiten eines findigen Seenbesitzers weiß ihr Entdecker Plate folgendes zu berichten. Das kleine Objekt ergiebiger Fremdenindustrie findet sich das ganze Jahr über in großer Menge in einem zirka $^1/_2$ qkm großen, nur durch einen etwa 500 m langen, schmalen Kanal mit dem Ozean verbundenen See, dem Waterloo- oder Firelake in Nassau (Bahama) und muß allnächtlich — gegen 2 sh Eintrittsgeld — seine Künste der durchreisenden Touristenwelt zum besten geben. „Jeder Ruderschlag treibt glitzernde Wellen über die Oberfläche, und die herabfallenden Tropfen leuchten wie flüssiges Silber in einem weißlichen, etwas mit gelb versetzten Lichte, das so intensiv ist, daß man die Stellung des Uhrzeigers erkennen kann. Aufgescheuchte Fische ziehen leuchtende Streifen durch das Wasser und lassen sich weithin verfolgen.“

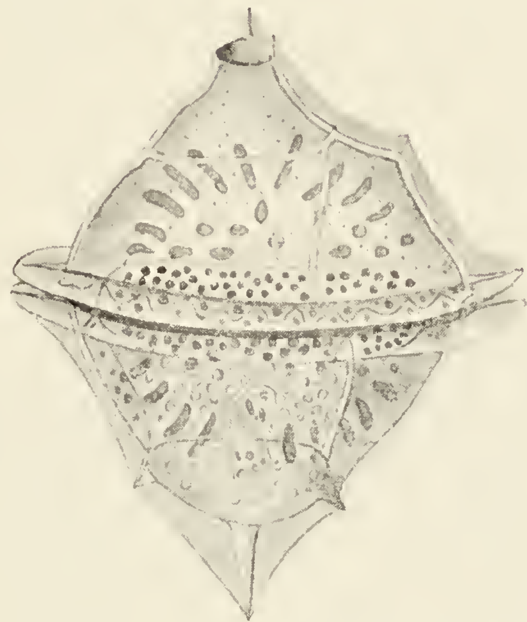


Fig. 151. *Pyrodinium bahamense Plate.* (Nach Plate.)

Bläulich oder grünlich, jedenfalls intensiver als das Leuchten der eben besprochenen Peridineen ist die Luminiszenz der bekannten *Noctiluca miliaris* (Fig. 152). Apstein gesteht, nirgends, auch in den Tropen nicht, schöneres Meerleuchten gesehen zu haben, als in der Nordsee, durch *Noctiluca* veranlaßt.

Recht wenige Beobachtungen liegen über das Leuchten der Radiolarien vor, obwohl wir die ersten Daten darüber schon Tilesius verdanken, der auf einer Weltreise (1803—1806) unter den Tropen an der Oberfläche

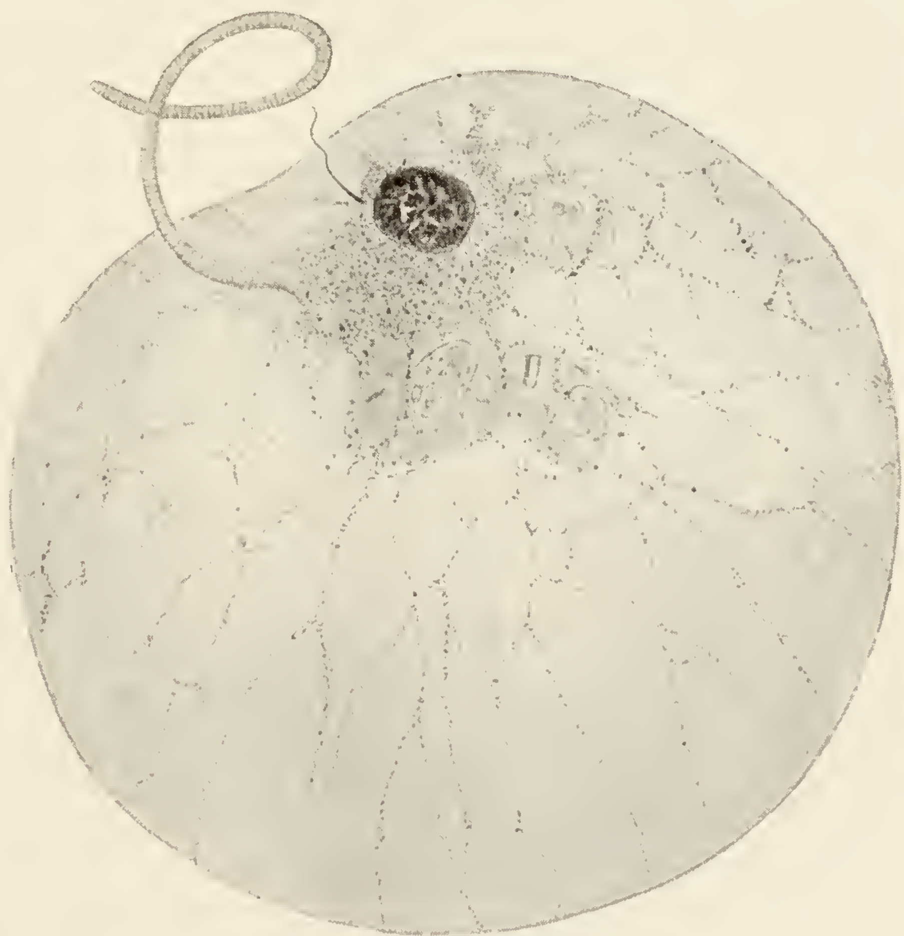


Fig. 152. *Noctiluca miliaris.* (Original; fec. E. Kißling.)

der Hochsee in großen Mengen leuchtende „Infusionstierchen“ gesehen hatte; nach Bütschli handelt es sich jedenfalls um *Thalassicolla*. Außer bei diesen wurde viel später erst (1885) das Leuchten noch bei Sphaerozoen von Brandt studiert.

Auch unter den Medusen gibt es viele lichtspendende Arten, und zwar sowohl unter den craspedoten wie unter den acraspeden. Bald leuchtet die ganze Umbrella, bald nur der Rand an bestimmten

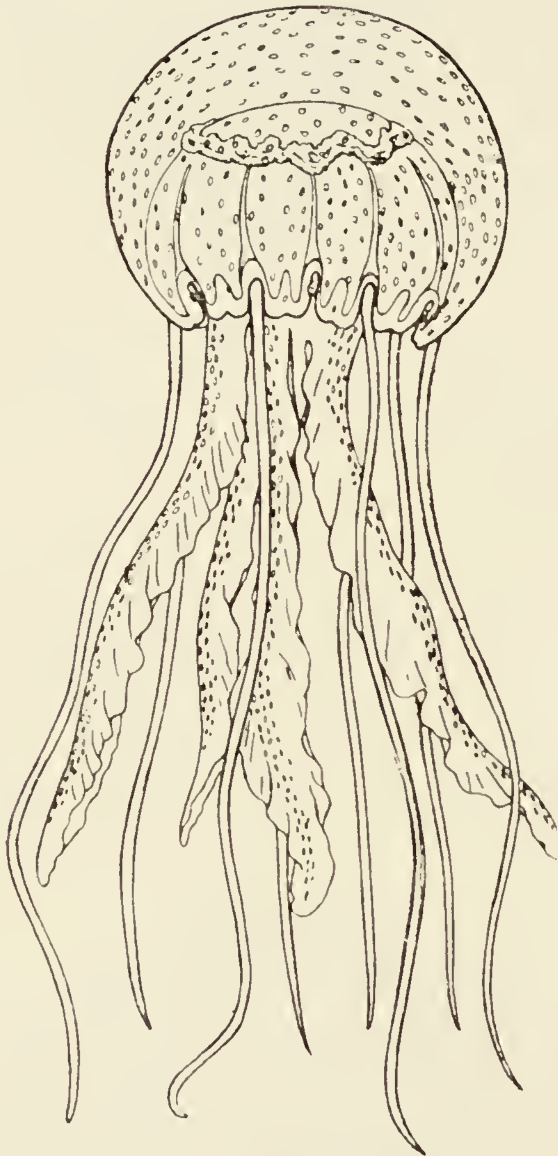


Fig. 153. *Pelagia perla Slabber.* (N. Mc Andrew u. Forbes aus Vanhöffen.)



Fig. 154. Leuchtflecken von *Phyllirhoë.* (Nach Panceri aus Keller.)

Stellen. Bei den kleinen Oceanien soll das Licht von den Ovarien ausstrahlen. Am bekanntesten ist die leuchtende *Pelagia* (Fig. 153).

Auch unter den Siphonophoren kommen leuchtende Formen vor, so bei Vertretern der Gattungen *Abyla, Praya, Diphyes,* und zwar scheint hier die Lichtentwicklung auf bestimmte Stellen beschränkt zu sein.

Bei den Rippenquallen leuchtet stets der unter den Rippen hinziehende Gefäßteil.

Über ein Leuchtvermögen der Echinodermenlarven liegen mir keine Angaben vor, und nur wenig scheint von leuchtenden Planktonwürmern bekannt worden zu sein.

Peach berichtet von einer leuchtenden Ringelwurmlarve, Mac Intosh und Joubin sprechen von leuchtenden Sagitten; bei den Tomopteriden (Fig. 94, S. 108) werden die rosettenförmigen Organe auf den Cirren (Flossen) oder im Ruder seit Greefs Untersuchungen (1885) als Leuchtorgane gedeutet (Reibisch). Endlich vermutet Lo Bianco in den seitlichen Organen der Männchen von *Callizonella lepidota var. krohni* Leuchtorgane.

Unter den Mollusken wurde Luminiszenz bei Opistobranchiern beobachtet. Gadeau de Kerville gibt (1893) folgende leuchtende Gastropoden an: *Phyllirhoë*, *Aeolis* (?), *Hyalea*, *Cleodora* und *Creseis*.

Phyllirhoë (Fig. 154) entwickelt in gereiztem Zustande an zahlreichen Punkten des Körpers sowie an den Fühlern ein lebhaftes blaues Licht, und ähnlich scheint auch der Lichteffekt zu sein, den *Tethys* hervorbringt.

Von Heteropoden sah Keferstein Pterotracheaceen in schönem, bläulichem Lichte erstrahlen, „welches bei dem geringsten Reize besonders vom Nucleus ausstrahlte“.

Unter den Cephalopoden scheint das Leuchtvermögen häufiger vorzukommen als der Entdecker der Phosphoreszenz bei Tintenfischen, Verany, im September des Jahres 1834 geahnt haben dürfte. Bei einer neuen Art der Gattung *Calliteuthis* aus dem Indik ist die Unterseite übersät mit Leuchtorganen. Die leuchtende *Lycoteuthis diadema* Chun konnte während der Valdivia-Expedition noch lebend untersucht und sogar photographiert werden (Fig. 155).



Fig. 155. *Lycoteuthis diadema Chun* von der Bauchseite. (Nach Chun.)
Aufnahme nach dem Leben mit den glänzenden Leuchtorganen.

Und nun zu den Crustaceen. Schon 1780 schrieb Fabricius einem Krebs aus der Gruppe der Copepoden, denen wir uns zunächst zuwenden wollen, Leuchtfähigkeit zu; es handelte sich damals nach Giesbrecht vermutlich um eine *Metridia*-Art. Dahl stellte gelegentlich der Planktonexpedition das Leuchtvermögen der *Pleuromamma* (Fig. 156) fest, und Giesbrecht fand außerdem in Neapel leuchtende

Arten von: *Lucicutia, Heterorhabdus* und *Oncaea*, Kiernik in Bergen solche der Gattung *Chiridius* und *Euchaeta*.

In größerer Menge wurden in letzter Zeit leuchtende Planktonostracoden beobachtet (Fig. 157).

Unter den Thorakostraken gehören Schizopoden und Sergestiden wohl zu den bekanntesten Leuchtkrebsen.

Die Organe der Lichtentwicklung sind bei ihnen an den Stielaugen und, wie Dana zuerst feststellte, auch am Thorax und Abdomen angebracht.

Die Zahl der Leuchtorgane am Körper des Decapoden *Sergestes challengeri* soll nach seinem Entdecker Hansen im Minimum über 150 betragen.

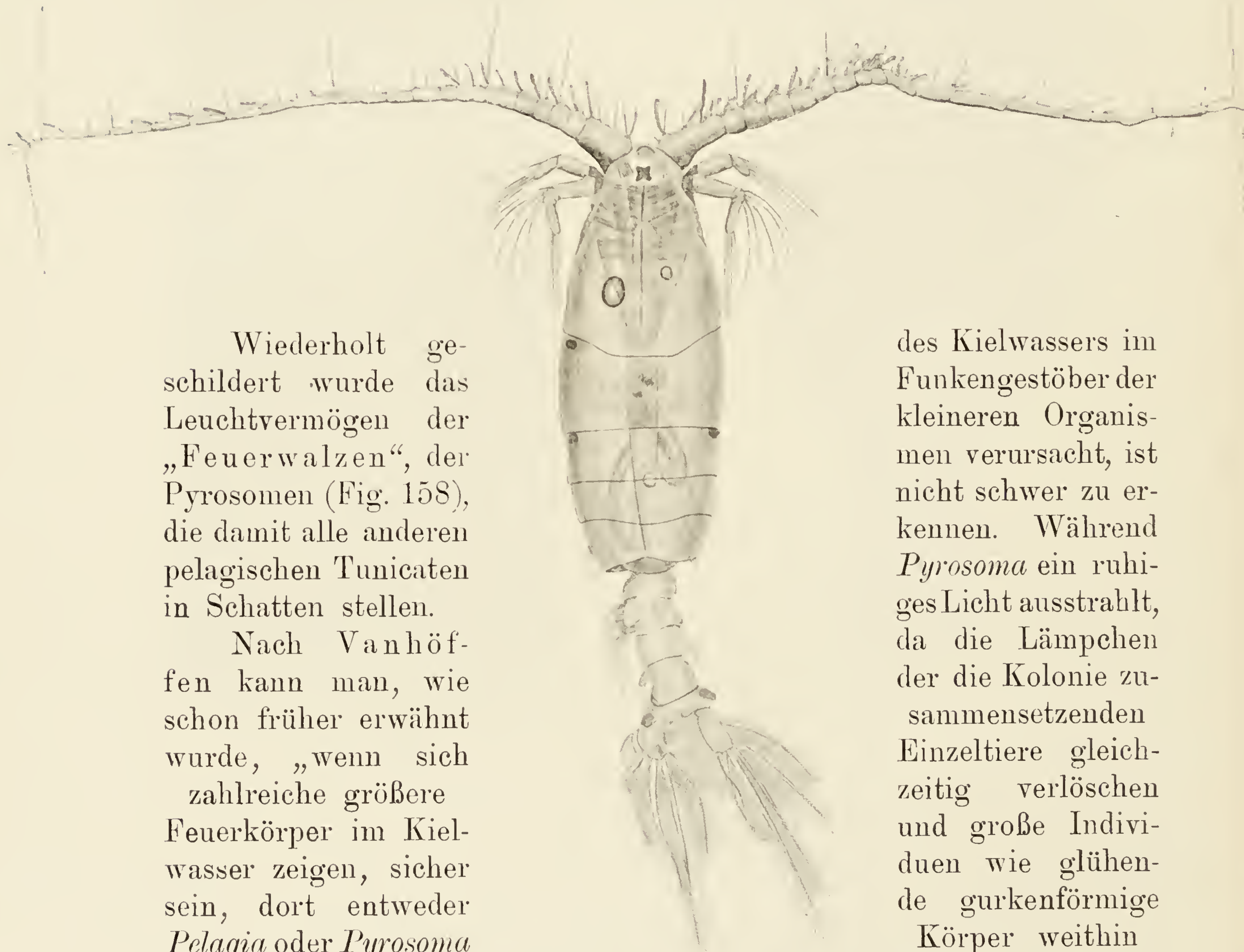


Fig. 156. *Pleuromamma abdominalis (Lubb.)* ♂. (Nach Giesbrecht.) Vom Rücken gesehen, mit Ölkugeln im Vorderrumpf.

Wiederholt geschildert wurde das Leuchtvermögen der „Feuerwalzen", der Pyrosomen (Fig. 158), die damit alle anderen pelagischen Tunicaten in Schatten stellen.

Nach Vanhöffen kann man, wie schon früher erwähnt wurde, „wenn sich zahlreiche größere Feuerkörper im Kielwasser zeigen, sicher sein, dort entweder *Pelagia* oder *Pyrosoma* oder beide vereint anzutreffen . . . Ob nun *Pyrosoma* oder *Pelagia* das Aufleuchten des Kielwassers im Funkengestöber der kleineren Organismen verursacht, ist nicht schwer zu erkennen. Während *Pyrosoma* ein ruhiges Licht ausstrahlt, da die Lämpchen der die Kolonie zusammensetzenden Einzeltiere gleichzeitig verlöschen und große Individuen wie glühende gurkenförmige Körper weithin sichtbar bleiben, sieht man das Licht der emporwirbelnden Pelagien als

hellen Schein mit feurigem Kerne aufflackern, dann allmählich erlöschen, von neuem aufleuchten und in kurzer Zeit endlich verschwinden."

Unter den Salpen des Triester Golfes sah ich oftmals die langen Ketten der *Salpa africana-maxima* in weißem, kontinuierlichem Lichte erstrahlen, das aber niemals sich über den ganzen Körper der Individuen ausbreitete, sondern immer nur auf den Eingeweideknäuel (Nucleus) beschränkt blieb.

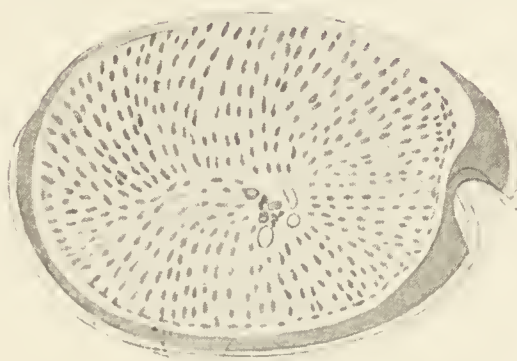


Fig. 157.
Cypridina hilgendorfi Müller.
(Nach G. W. Müller.)

Die wunderbarsten, der Lichtproduktion dienenden Einrichtungen finden wir bei den pelagischen Fischen der tieferen Meeresschichten und der Tiefsee, nur ausnahmsweise bei Fischen der Litoralregion (*Photoblepharon* der Bandasee nach Steche). Wir wollen mit Brauer die Leuchtorgane der Fische in folgende Gruppen einteilen.

Die erste Gruppe umfaßt die Tentakelorgane (Fig. 159), d. s. Leuchtorgane, die an dem Ende von Tentakeln, modifizierten Strahlen der Rückenflosse, sitzen. Bei den pelagisch lebenden Ceratiiden ist in der Regel ein Tentakel an der Stirne vorhanden, und die Leuchtorgane sind hier kugelförmig und pigmentiert.

Die, wie wir später noch hören werden, von diesen im Bau wesentlich verschiedenen Leuchtorgane der zweiten Gruppe finden wir besonders auf der Barbel bei den Stomiatiden, sie können aber auch an anderen Stellen sitzen, so bei *Dactylostomias* an der Basis der Bauchflosse und suborbital und bei *Bathylychnus* als eine große, oblonge Masse auf dem Kiemendeckel (Fig. 160a, b).

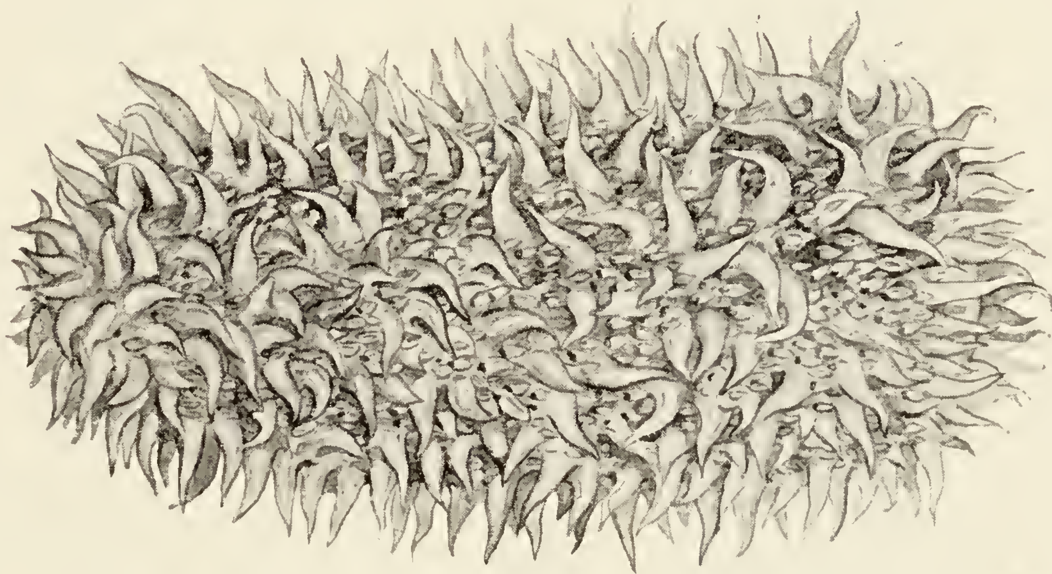


Fig. 158.
Pyrosoma giganteum Lsr. (Original, gez. v. L. Müller-Mainz.)

In die dritte Gruppe reiht Brauer Organe ein, welche ventral, meist etwas caudal vom Auge gelegen sind. Sie finden sich bei den Stomiatiden; häufig ist nur ein Organ, bei *Malacosteus* (Fig. 161) und *Dactylostomias* (Fig. 162) sind zwei vorhanden.

Eine vierte Gruppe endlich vereinigt die größte Zahl von Organen, nämlich fast alle, welche sich außer den schon genannten am Kopf

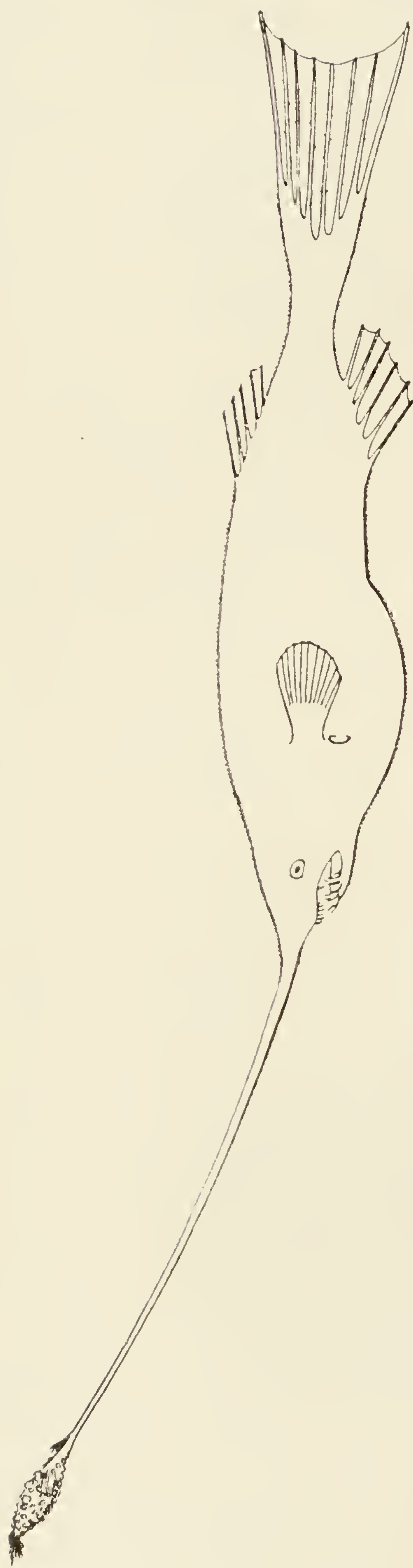
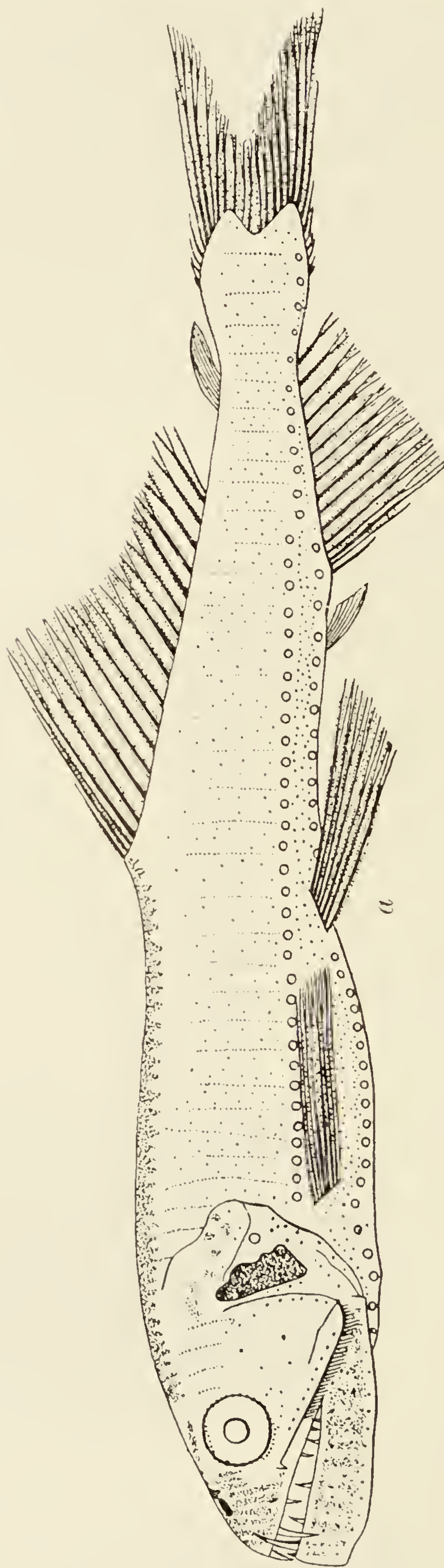


Fig. 159. *Gigantactis vanhöffeni Brauer.* (Nach Brauer.)



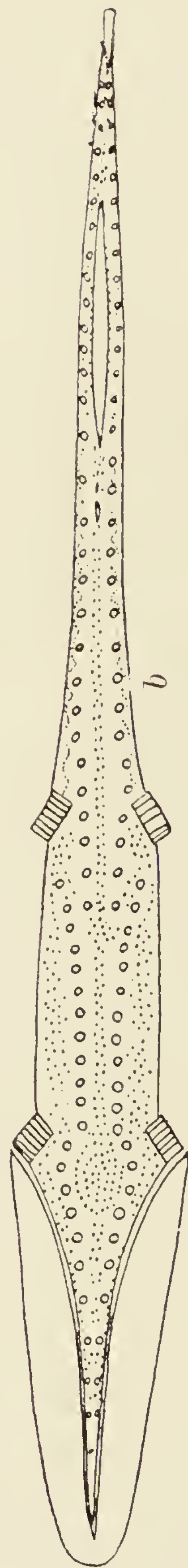


Fig. 160. *Batylychnus cyaneus Brauer.* (Nach Brauer.)

und Rumpf vorfinden; sie fehlen den Ceratiiden und, nebenbei bemerkt, auch allen Grundfischen. In bezug auf Zahl, Lage, Form, Größe und z. T. auch auf den Bau herrscht in dieser Gruppe eine

außerordentliche Mannigfaltigkeit. Sie können auf die ventrale Körperfläche beschränkt sein oder auch in der dorsalen liegen, nur in bestimmten Reihen und Gruppen oder auch unregelmäßig über den ganzen Körper verteilt sein, es können hundert Organe, aber auch Tausende vorhanden sein; bei *Dactylostomias* (Fig. 162) z. B. liegen sie fast so dicht nebeneinander in der Haut, wie die Drüsen in der eines Salamander.

⁂

Haben wir nun in großen Zügen wenigstens die wichtigsten Leuchtorganismen des Haliplankton

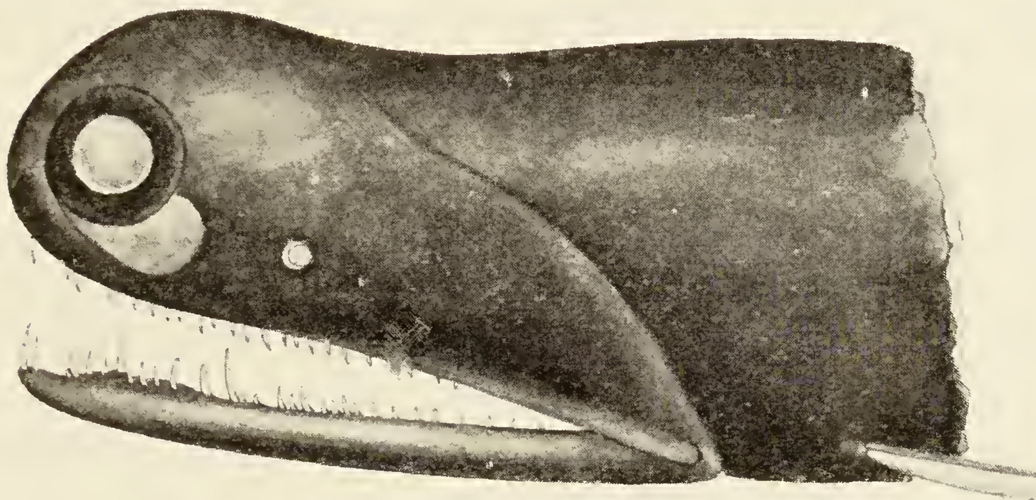


Fig. 161. *Malacosteus indicus Günther* mit zwei Paaren von Leuchtorganen. (Nach Chun.)
Das unter dem Auge gelegene Organ glänzt im Leben rubinrot; das hintere ist augenähnlich gestaltet, liegt in einer Grube und glänzt grün.

kennen gelernt, so müssen wir uns nun die Frage vorlegen, wo und wie im leuchtenden Organismus der Luminiszenzvorgang sich abspielt. Beginnen wir wieder bei den niedersten Formen, den Bakterien.

Bei ihnen geht die Lichtentwicklung vom Innern der Zelle aus, sie ist also intrazellulär. Von einer Ausscheidung eines Leuchtstoffes konnte Molisch nichts bemerken. Das Leuchten beruht höchstwahrscheinlich darauf, daß die lebende Zelle eine Substanz, das Photogen, erzeugt, das bei Gegenwart von Wasser und freiem Sauerstoff zu leuchten vermag. „Insofern kann das Licht der Pflanze überhaupt als ein Lebenslicht im wahren Sinne des Wortes bezeichnet werden."

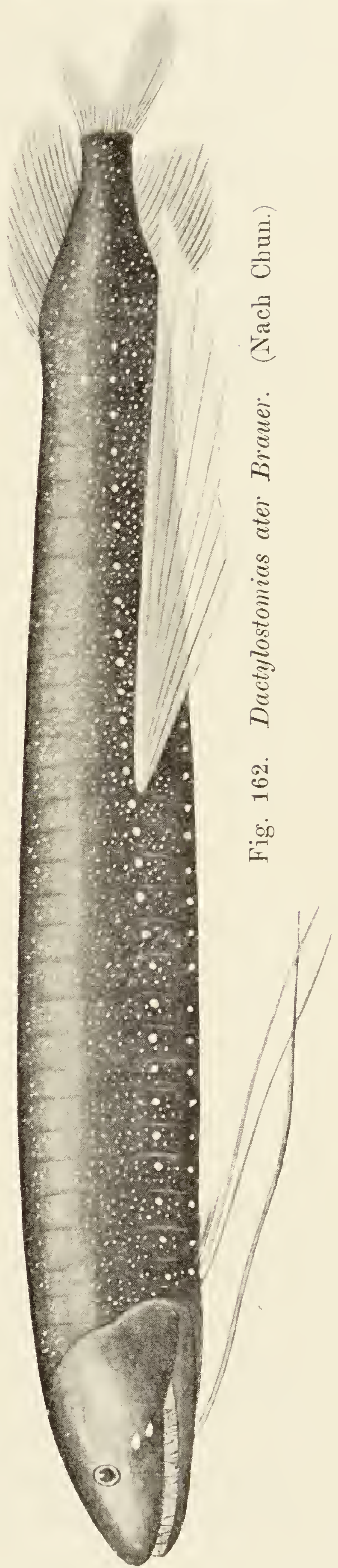


Fig. 162. *Dactylostomias ater Brauer.* (Nach Chun.)

Wir haben bereits früher darauf hingewiesen, daß das Leuchten der Bakterien ein kontinuierliches ist; das pflanzliche Licht strahlt, solange die stofflichen Bedingungen für seine Entstehung überhaupt gegeben sind, in gleichmäßiger, den gegebenen Bedingungen entsprechender Stärke.

Im Gegensatz zu diesem kontinuierlichen Leuchten der Pflanzen ist das der Tiere, mit Einschluß der Peridineen, zumeist ein diskontinuierliches und zwar ist, wie Reinke speziell für *Ceratium tripos* festgestellt hat, für das Leuchten jedesmal ein äußerer Reiz nötig, sei es nun ein mechanischer (Stoß oder Schlag), ein thermischer, chemischer oder elektrischer.

Die früher erwähnte Auffassung, daß die Luminiszenz auf einer Oxydation der Photogene beruht, würde uns befriedigen, wenn uns auch aus der unbelebten Natur Fälle bekannt wären, in denen durch Oxydationen eine Chemoluminiszenz zustande kommt, und das ist in der Tat der Fall. Radziszewski fand im Jahre 1880 schon eine Reihe von organischen Verbindungen (Paraldehyd, Traubenzucker, gewisse ätherische Öle, Kohlenwasserstoffe, Alkohole u. dgl.), die bei alkalischer Reaktion sich mit aktivem Sauerstoff unter schwacher Lichtentwicklung langsam oxydieren; er wies auch darauf hin, daß unter den Stoffen, die bei ihrer Oxydation Luminiszenz zeigten, sich viele befinden, die als Bestandteile von Organismen weit verbreitet vorkommen, z. B. Lecithin, Fette, Cholesterin, ätherische Öle u. dgl.

Bei den Bakterien nun scheint man anzunehmen, daß das gesamte Zellplasma sich an der Lichterzeugung beteiligt; wir hätten es da, meint Pütter, mit Gebilden zu tun, „die alle physiologischen Leistungen gleichmäßig vollbringen müssen und nicht an eine oder die andere spezielle Leistung in einseitiger Weise angepaßt sind."

Schon bei den Peridineen dürfen wir mit Plate vermuten, daß durch die Oxydation der zahlreichen Ölkugeln am hinteren Körperende seines *Pyrodinium bahamense* (Fig. 151, S. 163) das Licht hervorgerufen wird, und gerade von *Peridinium divergens* (Fig. 150, S. 162), der leuchtenden Peridinee des Triester Golfes, erwähnt Bütschli die auffallend vielen Fettropfen, die „nach Pouchet nicht selten einen Kranz längs der Querfurche bilden".

Rücksichtlich der Radiolarien endlich glaubt Brandt, daß die Ölkugeln die Hauptrolle beim Leuchten der Spaerozoen spielen; er bezeichnet sie direkt als Leuchtorgane der Sphaerozoen.

Es muß uns sonach selbstverständlich erscheinen, wenn bei den höheren, vielzelligen Tieren nicht der gesamte Organismus leuchtet, sondern im Sinne der Arbeitsteilung erst nur einzelnen Zellen, dann

immer größeren, komplizierteren Zellgruppen die Aufgabe zukommt, Licht zu produzieren, und zwar sind es durchgehends Drüsenzellen, die dazu herangezogen werden.

Die Leuchtorgane der Ctenophoren haben wir nach Chun in jenen stark vacuolenhaltigen, mit Fettröpfchen erfüllten Entodermzellen zu suchen, welche als Gefäßwülste an den leuchtenden peripheren Gefäßen entwickelt sind (Fig. 163 *gw*).



Fig. 163. Querschnitt durch eine Rippenröhre von *Beroë ovata Eschz.* (Nach Schneider.) ♀ weibliche Gonade; ♂ männliche Gonade; *gw* Gefäßwulst (Leuchtorgan).

Einen sehr einfachen Bau zeigen die Leuchtdrüsen niederer Krebse, so die der Copepoden. Nach den Untersuchungen Giesbrechts leuchten unter den zahlreichen Hautdrüsen der Centropagiden nur die grün-gelb gefärbten, die dann bei den einzelnen Arten durch konstante und für die Art charakteristische Zahl und Lage leicht von den nichtleuchtenden zu unterscheiden sind.

Giesbrechts Experimente haben ferner bezüglich der Exkretion der Drüsen ergeben, daß der auf die Leuchttiere ausgeübte Reiz nicht unmittelbar das Leuchten, sondern nur die Entleerung der Leuchtdrüsen veranlaßt, daß das Leuchten nicht an dem lebenden Protoplasma der Drüsenzelle, sondern an dem von ihr produzierten toten Sekret auftritt und daß es eine Begleiterscheinung der Einwirkung ist, welche das Leuchtsekret von dem umgebenden Medium erfährt.

Ein ähnlicher Vorgang ist das Leuchten gewisser Ostracoden, der „marine fire-flyes“, wie sie die Japaner nennen (Watanabe). Als Leuchtorgan fungiert hier die Oberlippendrüse (Fig. 164.)

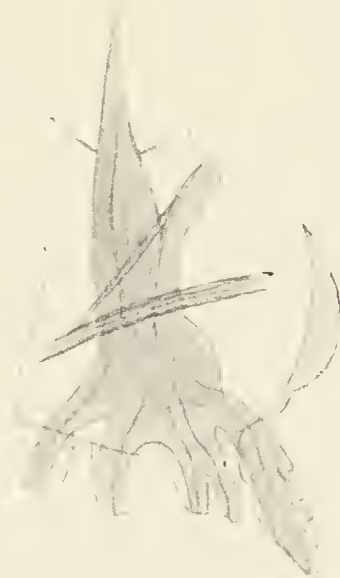


Fig. 164. Oberlippe (Leuchtorgan) von *Pyrocypris chierchiae Müller.* (Nach G. W. Müller.) Von der Seite gesehen, nach Zerstörung des Pigmentes.

Von den immerhin sehr einfach gebauten Leuchtdrüsen der Copepoden und Ostracoden bis zu den so komplizierten Leuchtapparaten der Euphausiden, wie sie Chun trefflich schildert, ist nun allerdings ein großer Sprung, doch scheint es auch hier an Übergängen nicht zu fehlen, wenngleich wir darüber vorläufig noch recht wenig wissen. Daß den Schizopoden nicht ausschließlich so kunstvoll aufgebaute Leuchtorgane zukommen,

wie sie uns Chun vorführt, beweisen die kürzlich von Illig beschriebenen Leuchtdrüsen an den knopfartigen Hervorragungen der 2. Maxillen bei den Gnathophausien (Fig. 165).

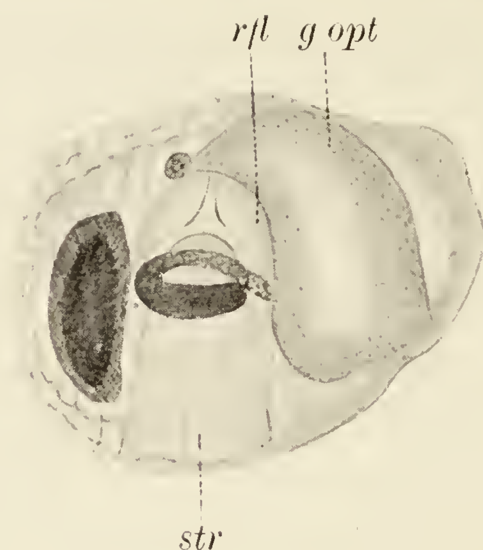


Fig. 166. Auge einer wahrscheinlich zu *Nematoscelis* gehörigen Larve. (Nach Chun.) *rfl* Reflektor des Leuchtorganes; *g opt* Ganglion opticum; *str* Streifenkörper des Leuchtorgans.

Das leuchtende Sekret wird hier von 2 Drüsenschläuchen *(d)* abgeschieden, die (bei *e*) in ein größeres Reservoir (*s*) münden, von dem ein Kanal nach außen führt *(a)*. Die Muskeln *(m)*, die sich an das Reservoir ansetzen, deuten darauf hin, daß das Reservoir durch Muskelkontraktion entleert wird, und in gleicher Weise stellt sich Chun auch das Ausspritzen des Leuchtsekretes bei den leuchtenden Copepoden vor.



Fig. 165. Längsschnitt durch das Leuchtorgan von *Gnathophausia calcarata G. O. Sars*. (Nach Illig.) *sk* Leuchtsekret; *d* Drüsenschläuche, aus denen das Leuchtsekret *sk* abgeschieden wird; *e* Mündung derselben in ein größeres Reservoir *s*; *a* Mündung desselben nach außen; *m* an den Drüsensack sich ansetzende Muskeln.

Bei den eigentlichen Euphausiden werden wir zunächst auf einen fundamentalen Unterschied stoßen: Die Leuchtorgane sind bei ihnen nicht nach außen geöffnet, sondern allseits geschlossen; es kann demnach hier kein Leuchtsekret nach außen abgeschieden werden, sondern es muß der ganze Leuchtprozeß sich im Innern des Organes abspielen.

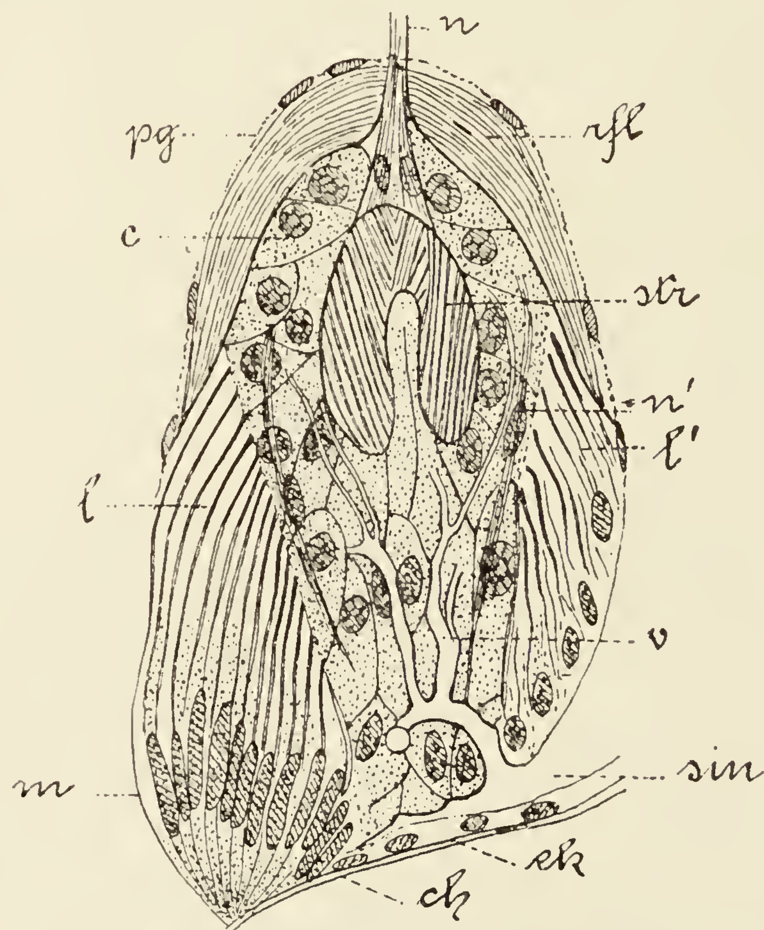


Fig. 167. Augenorgan von *Nematoscelis rostrata* (= *microps G. O. Sars juv.*). (N. Chun.) c Zellkörper; ch Chitinskelett; ek Matrix des Chitins; *l* der facettierten Augenregion anliegendes Lamellensystem; *l'* gegenüberliegendes Lamellensystem; *m* Matrixzellen der Lamellen mit ihren langen Kernen; *n* Leuchtnerv; *n'* Nerven?; *pg* roter Pigmentmantel; *rfl* Reflektor; *sin* Blutsinus; *str* Streifenkörper; *v* Kapillargefäße.

Von den kompliziert gebauten Leuchtorganen der Eu-

phausiden wollen wir zunächst diejenigen betrachten, die als relativ ansehnliche, konische Gebilde an der hinteren Außenfläche des Facettenauges zwischen Augenstiel und der die äußersten Facetten abgrenzenden Pigmentschicht liegen (Fig. 166, 167).

Wir unterscheiden hier zunächst einen Pigmentmantel (*pg*) sowie einen Reflektor (*rfl*). Die folgende Zellenreihe (*c*) ist nach Trojan die wahre Lichtquelle des Leuchtorganes; sie umscheidet den Streifenkörper (*str*), den man bisher für den Lichterzeuger hielt. Nach Trojan wirkt er als Refraktor. Der ganze Leuchtapparat ist von

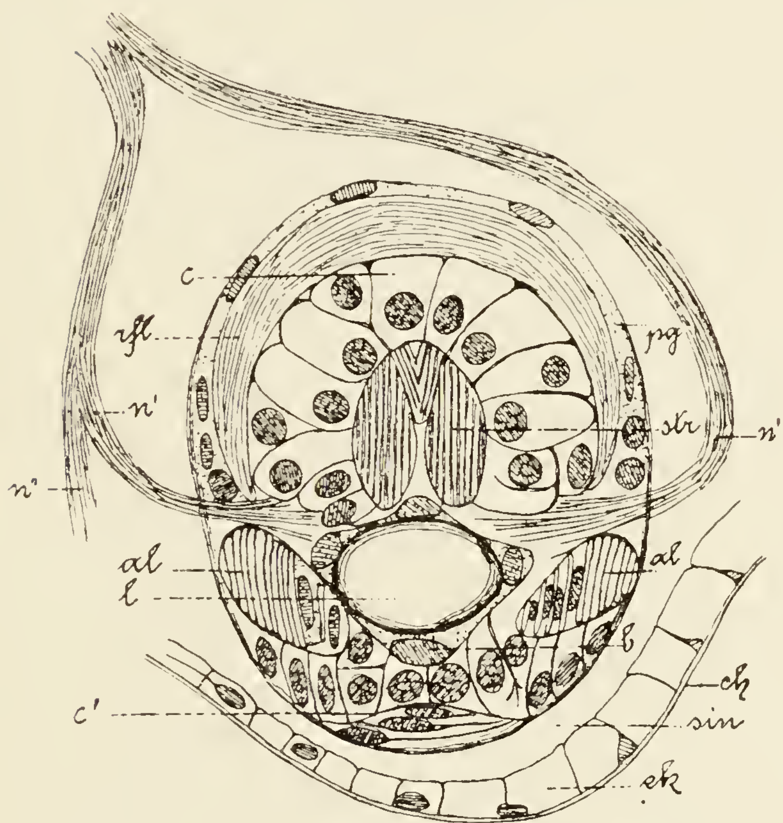


Fig. 168.
Thorakales Leuchtorgan von *Nematoscelis mantis* (= *N. microps G. O. S. juv.*). (Nach Chun.)

al Lamellenring; *b* Bildungszellen der Linse; *c* Zellkörper; *c'* abgeplattete Zellen der Außenfläche; *ch* Chitinskelett; *ck* Matrix des Chitins; *l* Linse; *n'* Gabeläste des Leuchtnerven; *n''* Extremitätennerv; *pg* Pigment; *rfl* Reflektor; *sin* Blutsinus; *str* Streifenkörper.

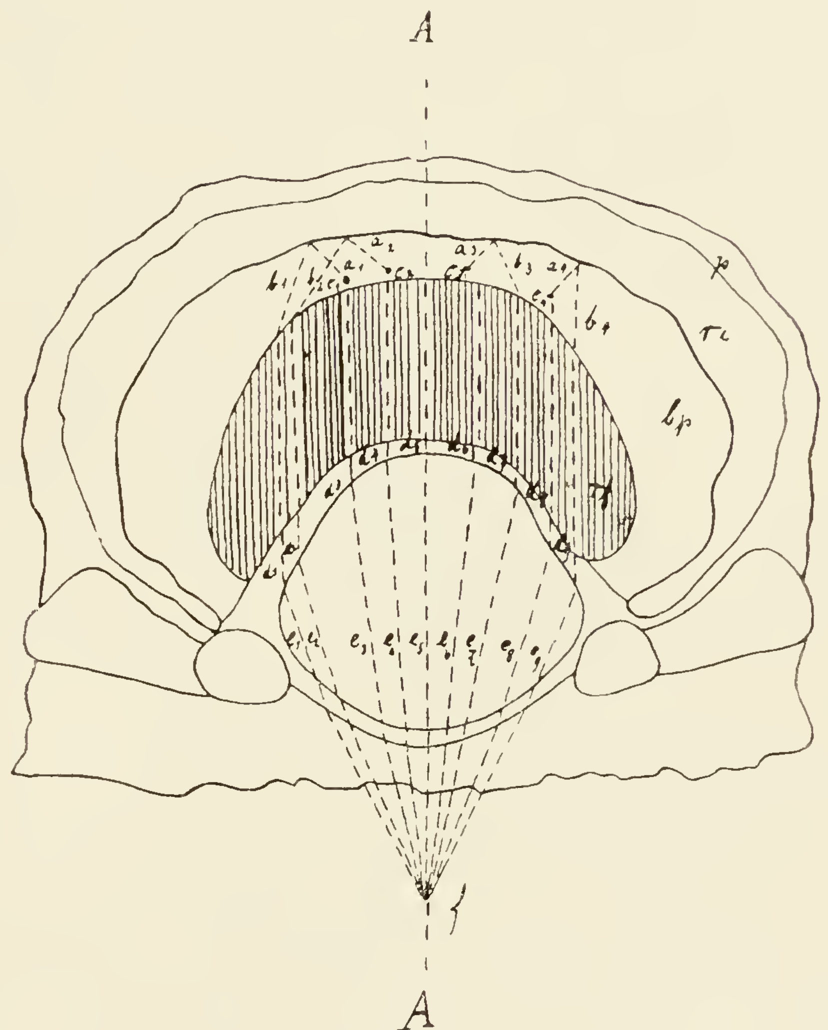


Fig. 169.
Schematischer Axialschnitt durch ein thorakales Leuchtorgan von *Nyctiphanes conchii*. (Nach Trojan.)

a_1—a_4, b_1—b_4 Lichtstrahlen, die in der Zone der proximalen Leuchtzellen entstehen und vom inneren Reflektor (*ri*) zurückgeworfen werden; c_1—c_4 Lichtstrahlen, die den direkten Weg nach außen nehmen; d_1—d_9 Lichtstrahlen nach dem Durchgange durch den Refraktor (*rf*); e_1—e_9 Lichtstrahlen, durch die Linse gebrochen; *A* Achse; *f* Brennpunkt; *lp* proximale Leuchtzellen; *rf* Refraktor (straffiert); *ri* innerer Reflektor; *p* Pigment.

einem Lamellensystem (*ll'*) umgeben und wird reichlich von Blut umspült (*sin*, *v*). Von obenher dringt der Leuchtnerv (*n*) in das Organ ein.

Die Leuchtorgane des Augenstieles sind drehbar wie die des Thorax und Abdomens (Fig. 168).

Auf Pigmentmantel (*pg*), Reflektor (*rfl*), Zellkörper (*c*) und Streifenkörper (*str*) folgt hier als Novum eine Linse (*l*), die in dem

hier ringförmig angeordneten Lamellensystem (*al*) eingebettet liegt, so daß die Leuchtapparate das aus dem Innern ausstrahlende Licht wie Blendlaternen in einer bestimmten Richtung konzentrieren können (vgl. Fig. 169). Der Leuchtnerv geht hier vom Bauchganglion ab und teilt sich in zwei Äste (*n'*), die das Organ bogenförmig umgreifen und seitlich in den Zellkörper eindringen.

Die verschiedene Lage und die Beweglichkeit der Leuchtorgane ermöglicht es ihrem Träger, in der abyssalen Finsternis Objekte zu beleuchten, die unter, hinter und seitwärts, sowie bis zu einem bestimmten Bereich vor dem Tiere sich befinden.

Etwas verschieden von dem oben besprochenen und noch weit weniger genau erforscht ist der Bau der Leuchtorgane von *Sergestes* (Fig. 170).

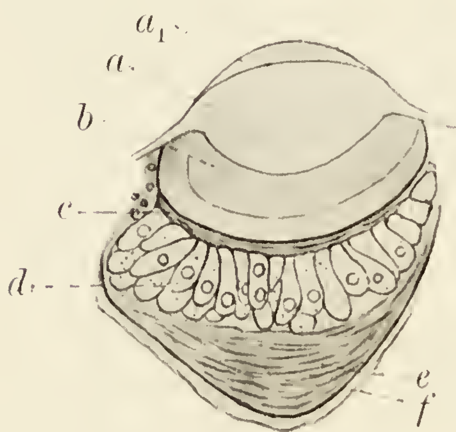


Fig. 170. *Sergestes challengeri H.* Leuchtorgan vom Thorax. (Nach Hansen.) *a* Chitinlinse mit Außenschicht a_1; *b* Innenlinse; *c* dünne Lamelle; *d* Drüsenschicht; *e* Reflektor; *f* Hüllschichte.

Auch unter den leuchtenden Mollusken finden wir neben den einfachen Leuchtdrüsen (pelagische Opistobranchier) sehr komplizierte Leuchtorgane vor, nämlich bei den Cephalopoden. Entsprechend den verschieden gebauten Organen am Augenstiel und Thorax bzw. Abdomen der Euphausiden finden wir auch bei gewissen Tintenfischen einen diesbezüglichen Dimorphismus ausgebildet. Es wurden Arten gefunden, deren Augenorgane nicht unwesentlich von dem Bau der Hautorgane verschieden sind; ja die neueren Untersuchungen von Hoyle und Chun haben einen Polymorphismus der Leuchtorgane aufgedeckt, „wie er ähnlich hochgradig entwickelt bis jetzt noch von keinem Organismus bekannt geworden ist". Ganz einzig steht in dieser Beziehung die wundervolle Gattung *Thaumatolampas* da. Sie besitzt im ganzen 22 Leuchtorgane, welche nach Chun nach nicht weniger denn 10 verschiedenen Prinzipien gebaut sind, unter denen wohl jene die merkwürdigsten sind, wo zwei Organe aufeinander geschachtelt erscheinen.

Es würde uns zu weit führen, die mannigfaltigen Konstruktionen der Leuchtorgane im einzelnen zu besprechen. Wie bei den Euphausiden finden wir auch hier (Fig. 171) zunächst Pigmenthüllen (*pg*), die nur selten fehlen oder durch das Pigment benachbarter Organe ersetzt werden; es fehlt auch der parabolische Reflektor nicht, der seine Anwesenheit meist schon bei der Betrachtung der Organe von außen durch den stark irisierenden bzw. perlmutterartigen Glanz verrät. Chun glaubt gefunden zu haben, wie das verschiedenfarbige Licht der

einzelnen Leuchtorgane zustande kommt. Die Färbung scheint mit gewissen Zellen in Zusammenhang zu stehen, welche wie eine farbige Scheibe vor dem Leuchtkörper (*phot*) eingeschaltet sind. Bei *Calliteuthis* liegen nämlich vor einem Spiegel (*spec*) Chromatophoren (*chr*). Da nun nach den Untersuchungen von Steinach die Chromatophoren auf intensive Belichtung durch eine Expansion reagieren, so liegt die Annahme sehr nahe, daß sie während der Phosphoreszenz gleichfalls sich

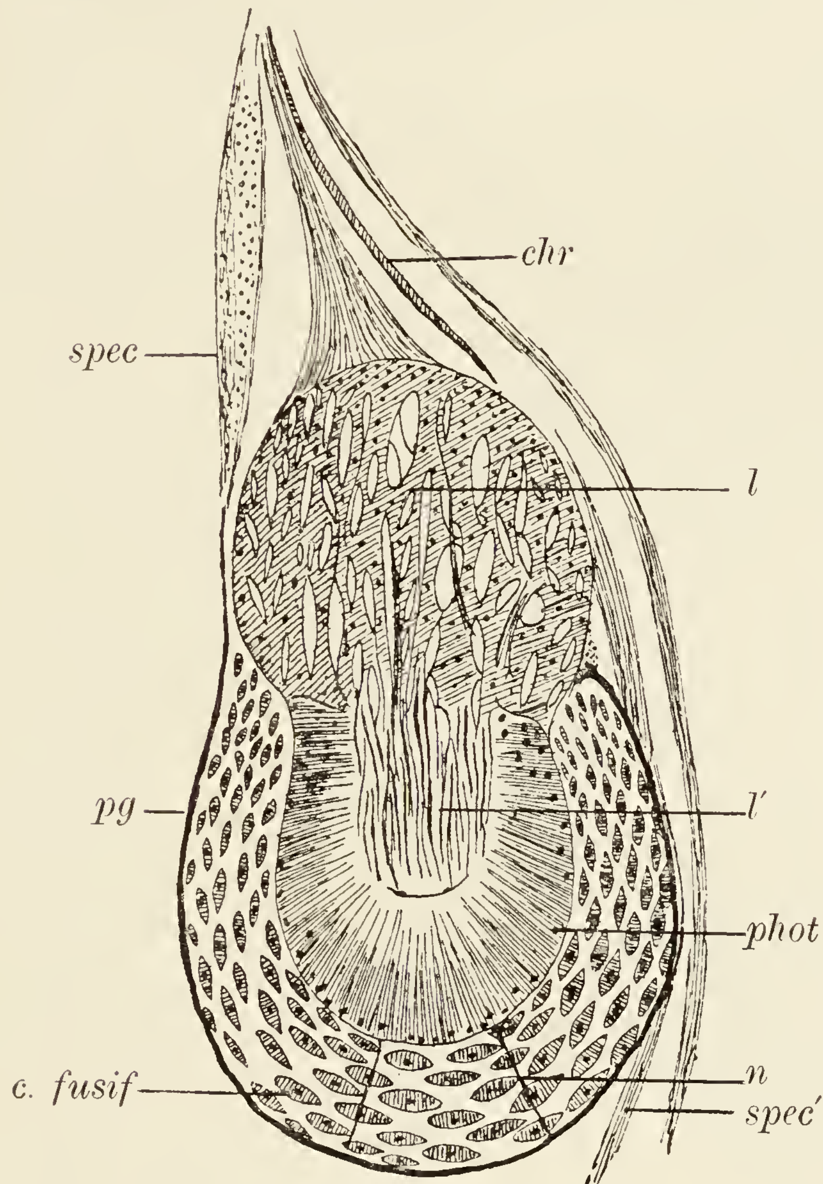


Fig. 171. Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Calliteuthis reversa*. (Nach Chun.) Rechts die Außenfläche des Organs; *phot* Leuchtkörper; *c. fusif* Spindelzellen (Reflektor); *pg* Pigmenthülle; *l* Linse; *l'* zentraler Teil der Linse; *n* Nerven; *spec* Spiegel; *spec'* Distalabschnitt des dem darunter gelegenen Organ zugehörigen Spiegels; *chr* Chromatophore vor der Außenfläche des Spiegels.

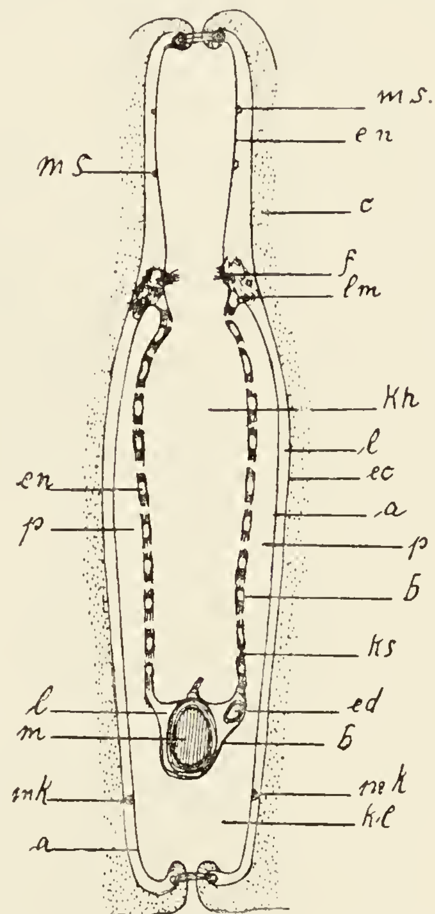


Fig. 172. Schematischer Längsschnitt durch ein Pyrosomaindividuum. (Nach Seeliger.) (Die Zahl der Kiemenspalten ist in Wirklichkeit größer.) *a* Außenwand der Peribranchialräume u. der Kloake; *b* Innenwand derselben; *c* äußerer Zellulosemantel; *ec* Ektoderm; *ed* Enddarm; *en* Entoderm des Schlundes u. des Kiemendarmes; *f* Flimmerbogen; *kh* Kiemendarmhöhle; *kl* Kloake; *ks* Kiemenspalten; *l* primäre Leibeshöhle; **lm Leuchtorgane**; *m* Magen; *mk* Kloakenmuskel; *ms* Schlundmuskel; *p* Peribranchialhöhle.

ausbreiten und nicht als absorbierende Pigmenthüllen, wie man früher annahm, sondern, wie Chun meint, direkt als farbige Scheiben wirken.

Ungleich einfacher als die eben besprochenen dürften die Leuchtorgane der planktonischen Würmer und die der Pyrosomen gebaut sein. Bei den Einzelindividuen der letzteren (Fig. 172) liegt jederseits über der Mitte des Flimmerbogens (*f*) im peripharyngealen Blutsinus

ein flachgedrückter linsenförmiger Mesenchymzellhaufen, den Panceri als Leuchtorgan erkannte (*lm*).

Bei den Leuchtfischen kennen wir gegenwärtig 26 verschiedene Arten von Leuchtorganen. Den einfachsten Typus stellen die Tentakelorgane dar, deren wir in der ersten Gruppe der früher (S. 167) gegebenen Einteilung bereits Erwähnung taten. Es handelt sich hier (Fig. 173) um nach außen geöffnete Hohlräume, einfache kugelige Säcke, deren Wände von Drüsenzellen (*dr*) ausgekleidet sind. Auch Reflektor (*r*)

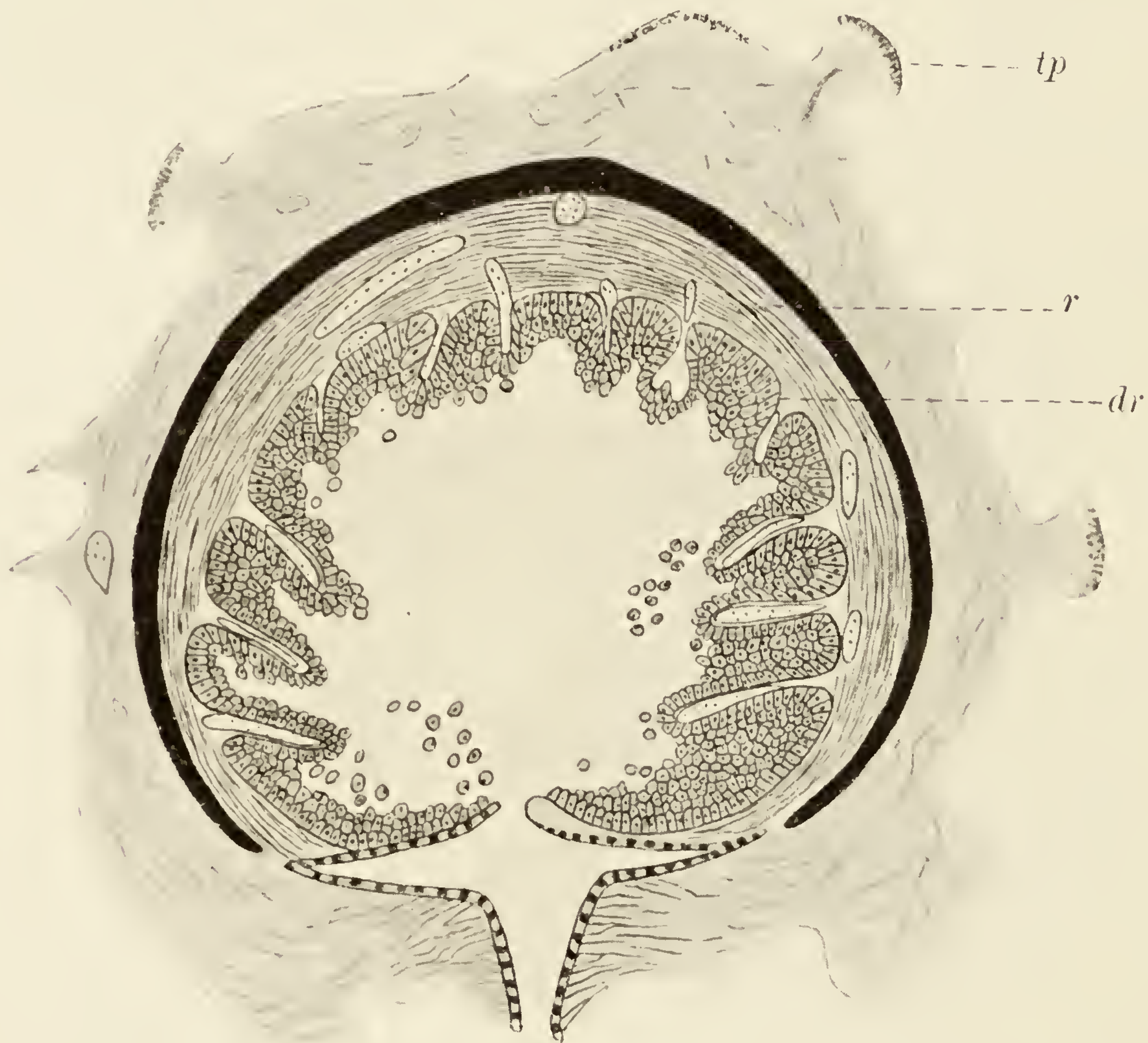


Fig. 173. Leuchtorgan eines *Ceratiiden (Gigantactis sp.)*. (Nach Brauer.)
tp Tastpapillen; *r* Reflektor, darüber der (schwarze) Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen.

und Pigmentmantel konnten nachgewiesen werden. Blutgefäße und Nervenfasern dringen reichlich in das Organ ein.

Im Gegensatz zu diesen Tentakelorganen sind die Organe der zweiten Gruppe geschlossene Drüsenmassen ohne Lumen, meist auch ohne Reflektor und Pigmenthülle.

Die Organe der dritten Gruppe liegen tief in der Cutis, in mehr oder weniger großer Entfernung von der Epidermis, die vorliegenden Schichten sind aber durchsichtig und die Organe große runde Drüsensäckchen ohne Ausführungsgang, doch mit Reflektor und Pigment-

hülle ausgestattet, und zeigen insofern eine höhere Differenzierung, als sie durch anhaftende Muskeln ventral abgedreht werden können.

Alle Organe der vierten Gruppe (Fig. 174) haben einen Pigmentmantel (*p*), und bei allen enthält der von einer dünnen Kapsel umschlossene Binnenkörper eine bestimmte Art von Drüsenzellen (*dr*); diese sind stets mit körnigem Sekret dicht erfüllt, und in einer basalen, körnerfreien Zone liegt der Kern. Bei einigen Formen treten weitere Differenzierungen auf, indem man an dem Innenkörper einen medianen (*dr*), zentralen (*cl*) und lateralen (*ll*) Teil unterscheiden kann. Dem letzteren können auch stark lichtbrechende Stäbchen eingelagert sein. Wir haben es hier offenbar wieder mit Gebilden zu tun, die wie Linsen wirken. Auch ein Reflektor (*r*) läßt sich nachweisen, dem in manchen Fällen noch eine gallertige Schicht (*g*) vorgelagert ist. Sonderbarerweise finden sich bei manchen Organen dieser Gruppe Nerven und Blutgefäße nur spärlich vor.

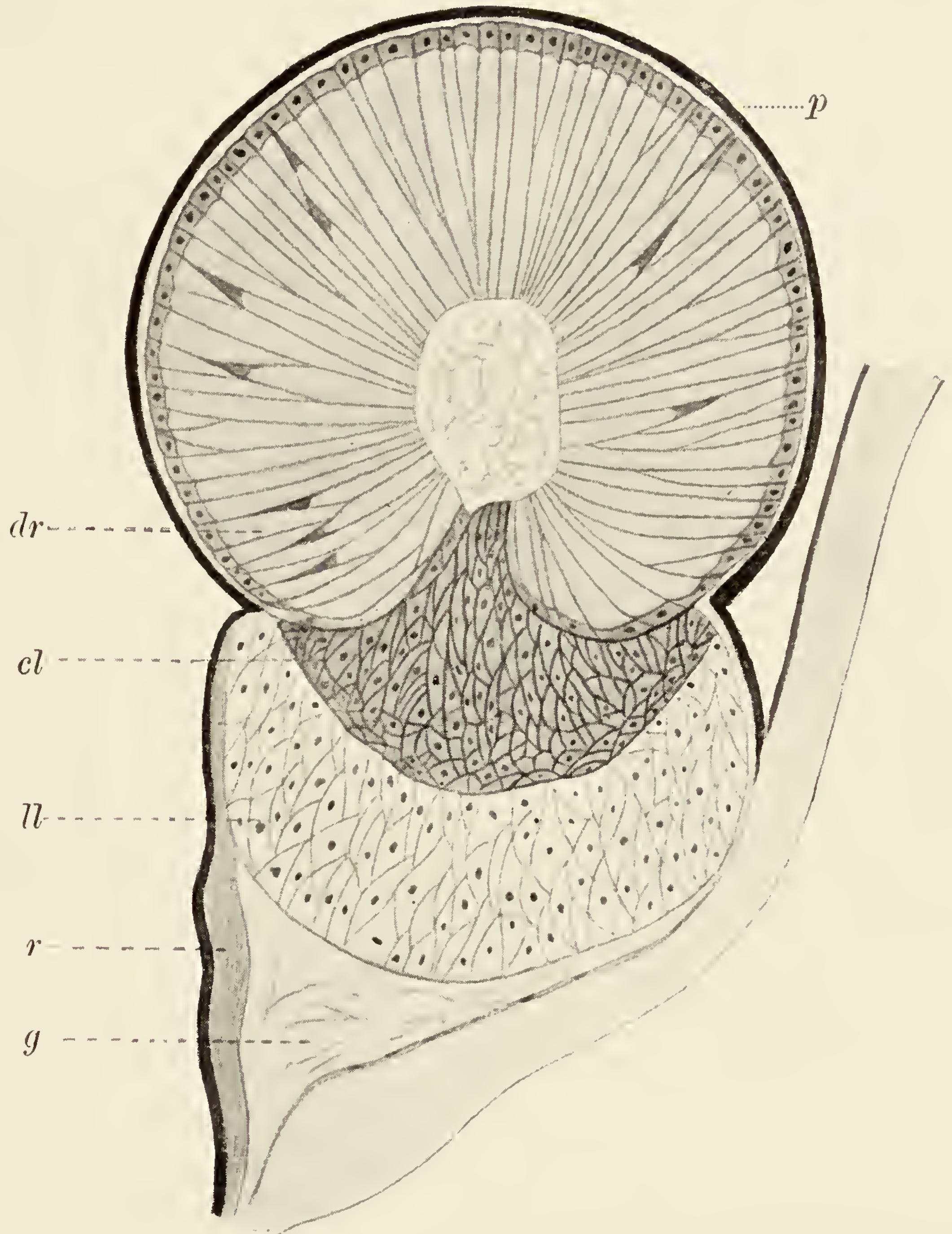


Fig. 174. Leuchtorgan von *Chauliodus sp.* (Nach Brauer.) *p* Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen im medialen Teil des Innenkörpers; *cl* zentraler Teil des Innenkörpers; *ll* lateraler Teil des Innenkörpers; *r* Reflektor, *g* gallertige Schicht.

* * *

Resumierend hätten wir somit im Haliplankton zu unterscheiden:

1. Leuchtende Pflanzen, Bakterien, mit intracellulärer Luminiszenz vielleicht der ganzen Zelle.
2. Leuchtende Tiere; bei diesen erstreckt sich die Leuchtfähigkeit wohl niemals auf den gesamten Organismus, sie ist vielmehr beschränkt

a) bei Protozoen auf gewisse ölige oder fettige Zellenorgane;

b) bei Metazoen wohl durchgehends auf Drüsen oder Drüsengewebe, doch kann der Drüsencharakter der letzteren oft völlig verwischt sein. Der Leuchtprozeß kann an das Austreten eines Sekrets geknüpft sein, das dann erst nach erfolgter Berührung mit dem umgebenden Medium aufleuchtet (extracelluläre Luminiszenz); er kann sich aber auch in einem von der Außenwelt vollkommen isolierten Leuchtorgan abspielen (intracelluläre Luminiszenz).

In ursächlichem Zusammenhang mit dem Leuchtvermögen steht die Bildung eines (noch hypothetischen) Leuchtstoffes, des Photogen. Als integrierenden Bestandteil der komplizierteren Leuchtorgane haben wir den Leuchtkörper anzusehen, dem als Nebenapparate (zur Verstärkung des Leuchtens) noch beigegeben sein können: Pigmentmantel, Reflektor, Refraktor, Linsen, Spiegel. Von Wichtigkeit für den Leuchtprozeß sind ferner die in den Leuchtkörper eindringenden Blutgefäße und Nerven. Die Farbe des Lichtes kann sehr verschieden sein, in Ausnahmsfällen ist sie bedingt durch die Farbe der dem Organ vorgelagerten Chromatophorenschicht. Die Leuchtorgane können fix oder durch Muskeln beweglich sein. Durch Muskeltätigkeit dürfte auch der Austritt des Leuchtstoffes aus den Leuchtdrüsen erfolgen.

Bei der weiten Verbreitung der organischen Luminiszenz unter den pelagischen Tieren und den Planktonten im speziellen ist der Gedanke nicht abzuweisen, daß dieser Erscheinung auch eine gewisse Bedeutung im Leben der Tiere zukommt.

Brandt hat wohl nicht unrecht, wenn er die Lichterzeugung wie die Transparenz der Planktonten zunächst nur als eine Begleiterscheinung chemisch-physiologischer Prozesse auffaßt, die nur unter Umständen zur Erreichung gewisser Zwecke weiter ausgebildet wird.

Molisch ist ebenso wie Beijerinck der Ansicht, „daß die Licht entwicklung der Bakterien eine Konsequenz ihres Stoffwechsels ist und daß ihr eine biologische Bedeutung nicht zukommt.“ Ganz dasselbe gilt wohl auch für alle leuchtenden Protozoen.

Anders und ungleich schwieriger liegen die Dinge, wenn wir nach dem Zweck des Leuchtens höher organisierter Planktonten fragen.

Hier soll das Leuchten dienen:

1. Als Abschreckungsmittel bei der Verfolgung oder auch zur Irreleitung der Feinde. Da es sich aber hier nicht ausschließlich um Tiere der ewig finsteren Abyssalregion handelt, bleibt die Frage offen, wie sie sich am Tage vor ihren Feinden schützen.

2. Soll das Leuchten ganz allgemein die Orientierung im Raume, die Wahrnehmung von Beute und Feind erleichtern. Auch diese Annahme bezieht sich wie die folgenden nur auf das Tiefseeplankton.

3. Ferner soll das Licht nicht nur als „Schreckmittel“ entsprechend den „Schreckfarben“ vieler Tiere zum Abhalten der Organismen, sondern im Gegenteil als Lockmittel, zur Anlockung der Beute dienen. Wir werden später noch hören, daß die Planktonten auf Lichtreize stark reagieren, daß die sog. „positiv phototaktischen“ Organismen der Lichtquelle zustreben.

4. Endlich dienen nach Brauer die Leuchtorgane bei höheren Tieren dazu, daß die Individuen der einzelnen Arten einander erkennen (Schwarmbildung) und daß das gegenseitige Auffinden der Geschlechter begünstigt wird. Die Verschiedenfarbigkeit des Lichtes der einzelnen Organe, die systematisch wichtige, für die einzelnen Gattungen und Arten oft sehr charakteristische Anordnung der Organe spricht sehr zugunsten dieser Annahme.

Wenn wir bedenken, daß das Meerleuchten auch tagsüber anhält, daß nicht wenigen Tieren des Benthos Leuchtvermögen zukommt, daß ferner die meisten Leuchtorganismen sich nicht in größten Tiefen, sondern vielmehr in der „Dämmerungszone“ finden, drängt sich uns die Frage auf, ob wir überhaupt die Luminiszenz als eine „Anpassungserscheinung“ des Planktons ansehen dürfen. Wir glauben diese Frage in bejahendem Sinne beantworten zu dürfen. Schon Brandt hat auf die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen dem Leuchtvermögen und der Ansammlung von fettartigen Stoffen zur Erhöhung der Schwebefähigkeit hingewiesen, und nach Simroth scheint in ähnlicher Weise eine Relation zwischen Schwimmen und Leuchten speziell bei den Gastropoden zu bestehen.

Nicht nur die Organe der Lichtproduktion, auch die der Lichtperzeption zeigen in nicht wenigen Fällen Einrichtungen, die uns erst verständlich werden, wenn wir sie als Anpassungserscheinungen an die speziellen Lebensbedingungen im freien Wasser zu beurteilen vermögen.

Wollen wir diesbezüglich die zusammengesetzten Augen planktonischer Crustaceen näher betrachten, so bieten schon einige Vertreter der Cladoceren aus dem Süßwasser zunächst, dann aber auch solche aus dem Meere, nämlich die Gattungen *Daphnia*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*, sowie *Podon* und *Evadne*, einige interessante Verhältnisse dar.

Das große, unpaare Facettenauge der Cladoceren setzt sich bekanntlich aus einer beträchtlichen Anzahl von Einzelaugen zusammen,

die wir mit Exner „Facettenglieder“ nennen wollen. An einem solchen Einzelauge (Fig. 175) können wir der Hauptsache nach unterscheiden: eine Cornea (*c*), darunter den stark lichtbrechenden Kristallkörper (*kk*), der als dioptrischer Apparat fungiert; auf diesen folgt als perzipierender Apparat das seiner ganzen Länge nach von stark pigmentierten Zellen umhüllte Rhabdom (*rh*) mit noch größerem Lichtbrechungsvermögen. Das Rhabdom und die dasselbe abscheidenden Zellen je eines Facettengliedes wollen wir mit Grenacher Retinula, die Retinulae aller Facettenglieder zusammen Retina nennen. In die Retinulazellen endigen die aus dem Ganglion durch die gefensterte Membran eintretenden Nervenfasern.

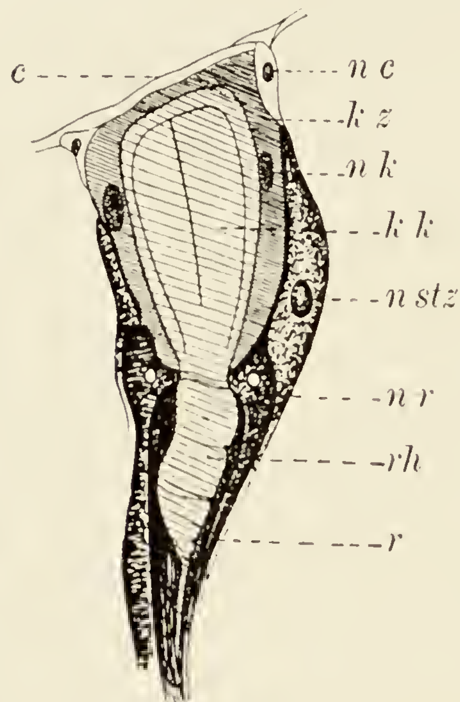


Fig. 175. Facettenglied aus dem Ventralauge von *Polyphemus pediculus de Geer*. (Nach Miltz.)

c Cornea; *n c* Kerne der Corneazellen; *k z* Kegelzellen; *n k* Kerne der Kegelzellen; *k k* Kristallkörper; *n stz* Kerne der Stützzellen; *n r* Kerne der Retinulazellen; *r h* Rhabdom, *r* Retinulazellen.

Ausgehend von dem Facettenauge der *Daphnia* (Fig. 176a) mit seinen von einem Punkte ausstrahlenden Facettengliedern, mit seinen kurzen, dicken Kristallkegeln und Rhabdomen und seiner bis fast an die Oberfläche des Auges reichenden Pigmentierung können wir bei den Polyphemiden nach Miltz allmählich eine Verlängerung einer Gruppe von Facettengliedern wahrnehmen, zugleich auch eine Streckung der Kristallkegel und Rhabdome und ein kontinuierliches Zurückweichen des Pigmentes in den Bereich der Retina (retinopigmentäres Auge). So sehen wir schon am unpaaren Auge von *Polyphemus* (Fig. 176b) eine histologische Scheidung eines frontalen Abschnittes von einem ventralen Teile mit ursprünglicheren Merkmalen eintreten: wir sprechen von einem Frontauge (*F*) und einem Ventralauge (*V*). Zu größerer Vollkommenheit ist das Frontauge bei *Podon* (Fig. 176c) gelangt, und bei *Evadne* (Fig. 176d) endlich ist die Rückbildung des Ventralauges auf Kosten des Frontauges noch weiter vorgeschritten.

Sowohl durch die einfache Vermehrung der Facettenglieder wie durch die Streckung derselben im Frontalauge wird vor allem eine Steigerung der Helligkeit des Netzhautbildes erzielt, durch das Herabrücken des Pigmentes aber werden die Zerstreuungskreise noch mehr vergrößert.

„Alles in allem betrachtet, zeigt sich, daß die am meisten in die Augen fallenden Umbildungen des Daphnidenauges entschieden eine Vervollkommnung desselben, eine Steigerung seiner Leistungsfähigkeit

bedeuten. Durch die Verlängerung der Facettenglieder, durch die Änderung ihrer Anordnung und durch das Zurückweichen des Pigmentes ist das Netzhautbild der Polyphemiden ein vollständigeres und auch schärferes geworden, seine Helligkeit ist außerordentlich er-

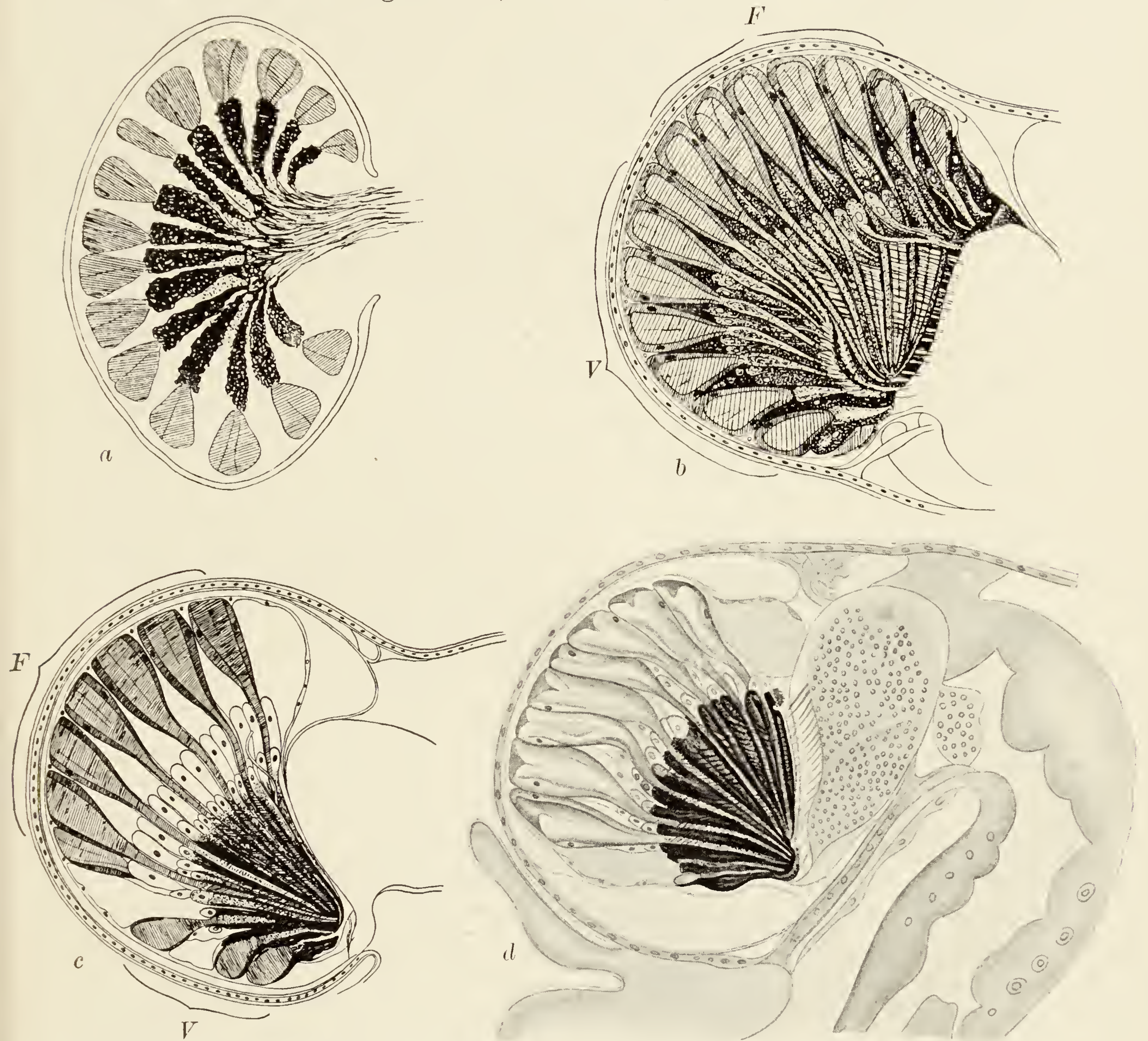


Fig. 176. Facettenaugen der Cladoceren. (a nach Carrière, die anderen nach Miltz.) *a* von *Simocephalus sp*; *b* von *Polyphemus pediculus de Geer*; *c* von *Podon intermedius Lillj.*; *d* von *Evadne nordmanni Lovén*; *F* Frontauge; *V* Ventralauge.

höht und die Fähigkeit des Auges, Bewegungen wahrzunehmen und Entfernungen zu schätzen, hat bedeutend zugenommen" (Miltz).

Die Möglichkeit, Bewegungen wahrzunehmen, ist aber für die Polyphemiden mit ihrem größtenteils räuberischen Nahrungserwerb

ohne Zweifel von größerer Bedeutung als für die Daphniden, die dem Vegetarianismus huldigen.

Auch sind die Polyphemiden nach Chun und Miltz auf tiefere[1]) Gewässer angewiesen, in denen sie unter Umständen wenigstens die wenig belichteten Regionen nach Beute absuchen müssen, wozu eine Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes und damit eine größere Lichtempfindlichkeit des Auges erforderlich ist.

In instruktiver Weise sehen wir bei den Schizopoden die allmähliche Umbildung des einfachen Kugelauges der *Euphausia pellucida* zu dem teleskopartig ausgezogenen Doppelauge von *Stylocheiron mastigophorum*[2]) durchgeführt, das Chun mit Recht „als das in morphologischer wie physiologischer Hinsicht bemerkenswerteste Stielauge aller Arthropoden“ in Anspruch nimmt (Fig. 177). Die gewaltige Ausbildung der Facettenglieder des Frontauges und nicht minder der Mangel eines Retinapigmentes charakterisieren das Auge als typisches „Dunkelauge“, wie es für ein Leben in den Tiefen des Ozeans erforderlich ist. Während dabei das Frontauge Gegenstände sieht, welche von den Lichtkegeln der dem Individuum zukommenden Leuchtorgane nicht betroffen werden, nimmt das Seitenauge die von den Leuchtorganen belichteten Objekte wahr und ist für die Wahrnehmung nicht verzerrter und detaillierter Bilder am günstigsten gestellt. Das Frontauge wird, falls die in seinen Gesichtskreis gelangenden Organismen nicht phosphoreszieren, im allgemeinen nur schattenhaft verschwommene Umrisse wahrnehmen.

Exner verdanken wir die interessante Entdeckung der Pigmentwanderung im Licht- und Dunkelauge; er weist darauf hin, daß bei allen Arthropoden, welche mittels Superpositionsbild im Hellen und Dunkeln sehen, Verschiebungen des Iris- und Retinapigmentes stattfinden, und zwar wandert bei der Belichtung das Irispigment nach hinten (in proximaler Richtung), während das Retinapigment aufsteigt und die vorderen Enden der Rhabdome umscheidet. Die Folge ist, daß ein großer Teil der einfallenden Strahlen im grellbelichteten Auge absorbiert wird, während sie umgekehrt im Dunkelauge ungehindert die Retina durchsetzen. Wenn wir uns nun an der Hand der Exnerschen Ergebnisse die Bedingungen versinnlichen, unter denen plank-

1) *Polyphemus* selbst sowie *Bythotrephes* leben allerdings in ihrer ursprünglichen nordischen Heimat in recht kleinen Tümpeln (Levander, Ekman u. a.). Für Ekman ist daher das Tiefenleben der beiden Gattungen eine sekundäre Erwerbung und die Umbildung der Augen ausschließlich aus der Raubnatur der Tiere herzuleiten, die aber von anderen Autoren (Langhans) angezweifelt wird. Die neuesten Ergebnisse der Cladocerenforschung sind jedenfalls der hier vorgetragenen Chun-Miltzschen Hypothese nicht günstig.

2) Nach Hansen syn. mit. *St. suhmi* G. O. Sars.

tonische Organismen ihre Lebensarbeit verrichten, werden wir von vornherein erwarten, daß Pigmentverschiebungen nur solchen zu-

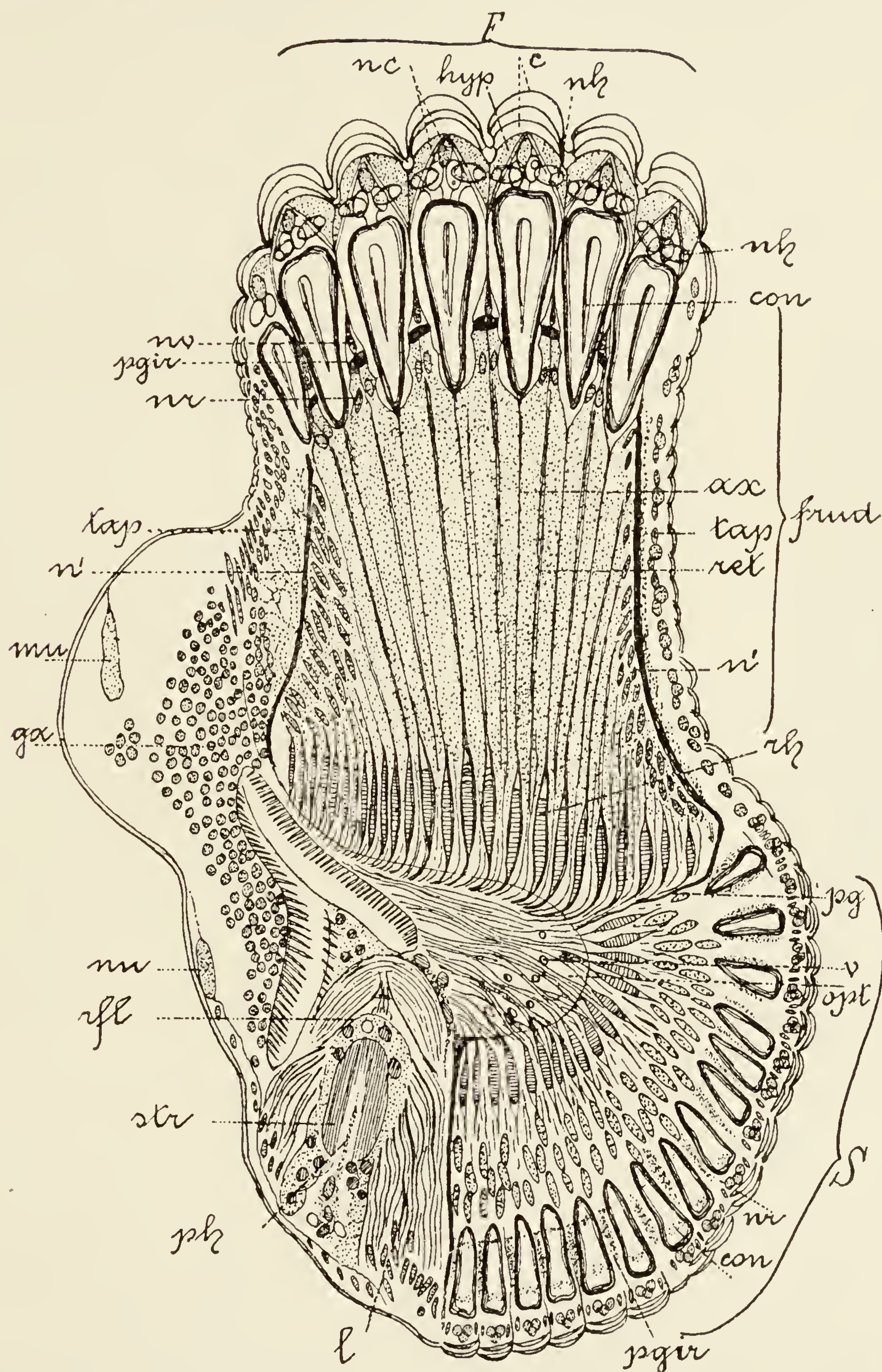


Fig. 177. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum Ch.* (Nach Chun.)

F Frontauge; *S* Seitenauge; *ax* Achsenfäden; *c* Cornea; *con* Krystallkegel; *frud* Rudimentäre Seitenfacetten des Frontauges; *ga* Ganglienzellen; *hyp* Corneabildungszellen (Hypodermiszellen); *l* Lamellen des Leuchtorganes; *mu* Augenmuskeln; *nc* Sempersche Kerne (Kerne der Krystallzellen und Füllzellen); *nh* Kerne der Hypodermiszellen; *nr* Retinakerne; *n'* Kerne der zu den rudimentären Facetten gehörigen Retinulazellen; *nv* Kerne der Irispigmentzellen; *opt* Opticusfasern; *pgir* Irispigment; *ph* Leuchtorgan; *ret* Retinula; *rfl* Reflektor des Leuchtorganes; *str* Streifenkörper; *v* Capillargefäße.

kommen, welche an der Oberfläche leben oder doch zeitweilig in die oberen Wasserschichten emporsteigen, daß hingegen bei allen echten Tiefenbewohnern Pigmentverschiebungen in Wegfall gekommen sind, resp. daß die Pigmentverteilung in der für das Dunkelauge charakteristischen Anordnung durchgeführt ist. Und das ist, wie Chun gezeigt hat, u. a. gerade bei den schon erwähnten *Stylocheiron*-Arten durchaus der Fall. Das Retinapigment ist als für Tiefseeorganismen funktionell belanglos in Wegfall gekommen, und das Irispigment zeigt konstant Dunkelstellung. Die Tiere sind „tagblind" und werden schon aus diesem Grunde die belichteten oberen Wasserschichten meiden. Umgekehrt werden wir aus dem Vorhandensein von Retinapigment in der Umgebung der Rhabdome und längs der Sehnervenäste bei einigen Euphausien auf wenigstens gelegentliches Vorkommen dieser Kruster in belichteten Regionen schließen können. Wir erkennen somit, „daß die biologische Eigenart pelagischer Crustaceen ihren getreuen Spiegel im feineren Bau des Auges findet" (Chun).



Fig. 178. Tintenfisch aus der Familie der *Cranchiaden* mit Stielaugen. (Nach Chun.)

Eine weitere Stütze erhält die Annahme einer direkten Anpassung der Augen pelagischer Tiere an das Leben in höheren oder tieferen Wasserschichten durch die Auffindung ähnlich gestalteter „Teleskopaugen" unter den Tintenfischen (Fig. 178) und Knochenfischen der Tiefsee. Auch darüber verdanken wir dem Leiter der Valdivia-Expedition die ersten bestimmteren Angaben.

Wir möchten hier nur kurz auf die monströsen Teleskopaugen einiger Oktopoden, *Amphitretus* (Fig. 179) und *Vampyroteuthis* aufmerksam machen.

Die von einer Iris (*iris*) eingefaßte Linse ist auffallend groß, ebenso ihr Epithelkörper (*c epith*). Die kegelförmige Verlängerung des Bulbus ist auf Rechnung einer ungewöhnlichen Verlängerung des nicht von der dicken Retina (*ret*) bedeckten Pigmentepithels (*ep pg*) zu setzen. Relativ mächtig entwickelt ist auch das Ganglion opticum (*g opt*).

An diese schönen Befunde Chuns reihen sich die nicht minder interessanten Untersuchungen Brauers über die Augen der pelagischen Tiefseefische. „In allen Augen der jungen Fische nämlich befindet sich das Pigment in Lichtstellung, bei allen erwachsenen Tieren dagegen in Dunkelstellung. Daraus ist zu schließen, daß die untersuchten Fische

ihre Entwicklung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen, später erst die dunklen Regionen aufsuchen.“

Wenn wir einen Sagittalschnitt durch das extrem ausgebildete Teleskopauge eines pelagischen Tiefseefisches (Fig. 180) betrachten, werden wir in der Anordnung Verhältnisse vorfinden, die sich mit dem Teleskopauge der Tintenfische vergleichen lassen. Dicht unter der stark gewölbten Cornea (*co*) liegt eine große Linse, wiederum in weitem Abstande von der Netzhaut, was auch hier einen Rückschluß auf eine hochgradige Kurzsichtigkeit zu gestatten scheint. Der seitliche Eintritt des Sehnerven (*o*), durch den von der Retina eine Nebenretina (*rr*) abgespalten wird, ist uns ein Fingerzeig, daß die Umbildung des ursprünglichen Kugelauges in der Regel wenigstens nicht einfach durch eine Streckung des Auges in der Hauptachse erfolgt, sondern daß nach Brauer eine komplizierte Verschiebung der inneren Teile des Auges vor sich gehen muß.

Fig. 179. Längsschnitt durch das Auge von *Amphitretus*. (Nach Chun.)

iris Iris; *c epith* Epithelkörper der Linse; *cart* Knorpel; *ep pg* Pigmentepithel; *ret* Retina; *fov* Fovea an der Außenfläche des Bulbus; *x* Stelle, in deren Nähe die zweite Fovea auftritt; *ga lat* Seitenganglion (weißer Körper); *g opt* Augenganglion.

Ferner fällt am Ventralrand der weiten Pupille eine ovale Verdickung, das Linsenkissen (*Lk*) auf, an das sich Muskelfasern (*M*) ansetzen. Bei der Kontraktion der letzteren wird das Linsenkissen, auf dem die Kugellinse ruht, nach abwärts gezogen und die Linse der Hauptnetzhaut genähert. Brauer schließt daraus, „daß die Augen dieser Tiefseefische ebensogut auf verschiedene Entfernungen einstellen können wie die der Oberflächenfische“.

Die Bedeutung der Eigentümlichkeiten des Teleskopauges scheint ihm in erster Linie darin zu liegen, Bewegungen wahrzunehmen und

von dem geringen Lichte, welches in der Tiefsee vorhanden ist, möglichst viel aufzunehmen. Dazu dient die große Linse und die weite Pupille, und infolge der großen Tiefe des Auges werden die Zerstreuungskreise und damit die Zahl der erregten Punkte der Retina größer sein müssen als bei geringem Abstande zwischen Retina und Linse. Das binoculäre Sehen dürfte eine bessere Abschätzung der Entfernungen ermöglichen.

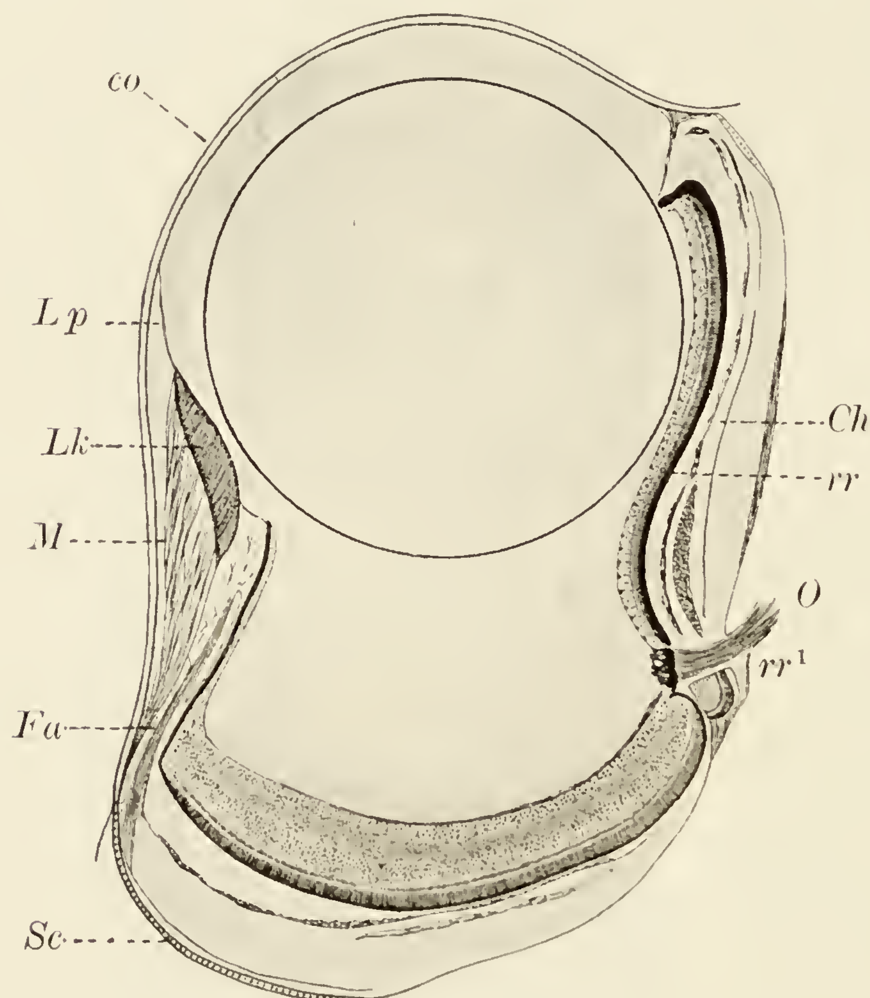


Fig. 180. Sagittalschnitt durch das ausgebildete Auge von *Dissomma anale Br.* (Nach Brauer.) *co* Cornea; *Lp* Ligamentum pectinatum; *Lk* Linsenkissen; *M* glatter Muskel; *Fa* Fasern der Argentea; *Sc* Sclera; *Ch* Chorioidea; *rr* Nebenretina; *O* Opticus; *rr*¹ abgeschnürtes Stück der Nebenretina.

Welche Bedeutung den Teleskopaugen in phylogenetischer Hinsicht zukommt, läßt eine wertvolle Beobachtung Lo Biancos ahnen. Dieser unermüdliche Erforscher der Mittelmeerfauna entdeckte kürzlich die in mittleren Meeresschichten schwebenden Eier des bekannten abyssalen Bandfisches *Trachypterus taenia*. Bei den Embryonen dieses Fisches kommt es vorübergehend während der Entwicklung in den planktonischen Eiern zur Ausbildung von mächtigen Stielaugen, die aber, noch bevor die Larve ausgeschlüpft ist, wieder rückgebildet werden.

Die Tatsache, daß Teleskopaugen bei pelagischen Tiefseeformen aus den verschiedensten Tiergruppen anzutreffen sind, spricht dafür, daß wir es hier mit einer interessanten Konvergenzerscheinung zu tun haben, und Chun ist wohl in vollem Rechte, wenn er als ein wesentliches Ergebnis seiner Untersuchungen den Satz aufstellt, „daß die Gestaltung des Auges und die Verteilung des Pigmentes einen getreuen Spiegel für die biologische Eigenart pelagischer Organismen abgeben, und daß . . . der direkt umformende Einfluß veränderter Existenzbedingungen, wie ihn Lamarck als treibendes Motiv für die Artumwandlung in Anspruch nimmt, sich an wenigen Organsystemen in ähnlich instruktiver Weise veranschaulichen und dem Verständnis näher bringen läßt als an den Sehorganen“.

Kapitel V.

Die biologische Schichtung des Planktons.

1. Die vertikale Verteilung und vertikale Wanderung des Limnoplanktons.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung des lebenden Planktons im Sammelglase werden wir gewöhnlich bemerken können, daß es nicht gleichmäßig darin verteilt ist, sondern daß sich die Hauptmasse des Planktons an der Oberfläche, in anderen Fällen am Grunde des Glases ansammelt, oder aber der Fang sondert sich in zwei Gruppen, von denen die eine sich an der Oberfläche aufhält, die andere auf dem Boden verweilt. Ein gleiches Verhalten zeigt auch zuweilen die freischwimmende Organismenwelt kleinerer Wasseransammlungen in augenfälliger Weise. Es hat sich gezeigt, daß für die Schichtenfolge des Planktons weder in quantitativer noch in qualitativer Hinsicht ein allgemein gültiges Schema aufgestellt werden kann, wohl aber lassen sich die Seen diesbezüglich gut in zwei Gruppen einordnen. Als Typus der ersten Gruppe mögen die Seen der norddeutschen Ebene gelten, als Typus der zweiten die Alpenseen zum Vergleich herangezogen werden.

Wir bemerken, daß sich im Plöner See die Hauptmasse des Planktons in den oberflächlichsten Wasserschichten ansammelt, die im Lunzer See und noch mehr im Neuenburger See nahezu organismenfrei sind. In den Alpenseen treffen wir relativ planktonreichere Zonen erst in 2 bis 5 m Tiefe.

Bezüglich der Frage, ob die untersten Schichten tiefer Seen vollkommen frei von lebenden Planktonten sind, liegen einander widersprechende Angaben vor.

Die vertikale Verteilung des Planktons ist offenbar in den einzelnen Seen großen Schwankungen unterworfen. Auch im Wechsel der Jahreszeiten scheint die untere Grenze der Planktonschicht nicht unbedenkliche Verschiebungen zu erleiden, was aus den Untersuchungen Burckhardts über das Tiefenplankton des Vierwaldstätter Sees hervorgeht.

„Im Sommer, Juni bis September, scheint die ganze ausgedehnte Wasserschicht von 80 m abwärts sozusagen organismenleer zu sein ...;

im Oktober und November aber sinken die unteren Grenzen vieler Planktonformen in bedeutend größere Tiefen hinab.“

Ebenso konnte Hofer im Bodensee die Beobachtung machen, daß das Maximum in der Massenverteilung des Planktons vom Frühjahr bis zum Herbst von der Oberfläche nach der Tiefe zu vorschreitet. Die Felchenfischer des Bodensees haben nun durch die Erfahrung die Tatsache ermittelt, daß sich beim Beginn der Renkenfischerei, die nach der völligen Ruhe während des Winters im Frühjahr (April—Mai) anhebt, die meisten Blaufelchen in denjenigen Netzen fangen, welche in einer Tiefe von zirka 10 m schweben. Vom Frühjahr ab werden die Schwebnetze während des Sommers und Herbstes immer tiefer gesetzt, so daß sie im September bereits auf 20—25 m Tiefe angelangt sind. Der Erfolg des Schwebnetzfischens beim Renkenfang hängt, wie die Fischer übrigens in allen Coregonenseen am Alpenrand wissen, von der richtigen Tiefe ab, in welcher das Netz gestellt wird.

„Es ist nun gewiß kein Zufall, wenn mit diesem vom Frühjahr bis zum Herbst nach der Tiefe hin zunehmenden Standortwechsel der Coregonen im Bodensee parallel die gleiche Erscheinung in der Verteilung des Maximums bei den Nährtieren der Fische, d. h. dem Plankton zu beobachten ist, vielmehr werden diese beiden an sich ganz unabhängig voneinander ermittelten Erscheinungen in einem ursächlichen Zusammenhang stehen, da die Fische sich für gewöhnlich jedenfalls da aufhalten werden, wo sie die meiste Nahrung finden.“ In ähnlicher Weise konnte Hofer auch für verschiedene andere Alpenseen einen Zusammenhang zwischen der vertikalen Verteilung des Planktons und dem Standorte der Fische nachweisen, so z. B. im Königsee, in dem die Saiblinge (*Salmo salvelinus*) den täglichen vertikalen Wanderungen des Planktons folgen.

Schon das mehrfach früher erwähnte Auftreten einer „Wasserblüte“ läßt vermuten, daß nicht nur quantitativ sondern auch qualitativ das Plankton in seiner vertikalen Ausbreitung nicht gleichmäßig verteilt ist.

Da für die Kohlensäureassimilation der Pflanzen das Licht ein unentbehrlicher Faktor ist, kann es uns nicht überraschen, wenn wir die obersten Wasserschichten, in welche Licht von genügender Intensität gelangt, vorzüglich von Phytoplankton erfüllt finden, ja wir können diese oberste Schichte als den Mutterboden der planktonischen Urnahrung, mit Seligo geradezu als „Nährschicht“ oder „trophogene Region“ der darunter befindlichen Wassermasse entgegensetzen, welch letztere wir in gewissem Sinne als „Verdauungsschicht“, besser noch als „Speicherschicht“ bezeichnen können. „Innerhalb der obersten

Schicht wird also die Pflanzensubstanz gebildet, welche der See neu zu erzeugen vermag, und die zu einem großen Teile dem tierischen Plankton zur Nahrung dient.“

Nur für eine Gruppe der Phytoplanktonten wirkt Sonnenlicht schädlich; es sind dies die Bakterien.

Nach den Untersuchungen von Apstein und Seligo spielt sich also die Erzeugung der pflanzlichen Urnahrung in den norddeutschen Seen vornehmlich nur innerhalb der obersten 5 m-Schicht ab, während sich in den tiefen und klaren Alpenseen die trophogene Region weiter hinab erstreckt und das Phytoplankton hier auch nicht durchwegs knapp unter der Oberfläche, sondern ebenfalls etwas tiefer seine größte Entfaltung zeigt. Das gilt besonders von den Diatomeen (Imhof, Kirchner und Schröter). So wie die Alpenseen scheinen sich auch die klaren, tiefblauen tropischen Seen Innerafrikas zu verhalten.

Allein die Dicke der „Nährschicht“ ist auch in ein und demselben See je nach der Jahreszeit eine wechselnde; wir können Veränderungen nicht nur in den einzelnen Monaten, sondern sogar von Stunde zu Stunde wahrnehmen. Die Ursachen, welche diese Veränderungen der vertikalen Verteilung herbeiführen, sind hauptsächlich Strömungen verschiedener Art. Wir unterscheiden mit Lozeron:

1. Kontinuierliche Strömungen, bedingt durch die Zu- und Abflüsse des Sees; sie sind bisweilen stark in kleineren Seen und kaum merkbar in großen, tiefen Seen.

2. Durch schwache Winde bedingte Oberflächenströmungen verhindern die Bildung der Wasserblüte, vermögen aber Peridineen kaum bis zu einer Tiefe von 1 m zu verteilen.

3. Durch Unterschiede der Insolation bedingte Strömungen in der Abflußrichtung des Seewassers entgegengesetzter Richtung konnte Lozeron im Zürichsee beobachten.

4. Konvektionsströmungen haben einen bedeutenden Einfluß auf die vertikale Verteilung des Phytoplanktons. Wir können mit Lozeron geradezu die thermische Stratifikation des Wassers für die biologische Schichtung des Planktons verantwortlich machen, während die Auftriebströmungen eine gleichförmige vertikale Verteilung des Phytoplanktons in quantitativer wie qualitativer Hinsicht herbeiführen.

5. Endlich vermögen auch durch Fahrzeuge aller Art, Dampfer und Ruderbote, verursachte Strömungen die Verteilung des Phytoplanktons zu beeinflussen.

Neben diesen zahlreichen äußeren, durch Strömungen bedingten, haben wir aber auch noch gewisse innere Ursachen zu beachten, die

ebenfalls die biologische Schichtung des Phytoplanktons zu verändern vermögen.

Wir haben bereits an anderer Stelle auf die Bedeutung der Vakuolen als Schwebeeinrichtungen bei den Schizophyceen hingewiesen. Da den Sporen die genannten Apparate fehlen, sinken die Schizophyceenkolonien während der Sporenbildung in die Tiefe.

Schließlich können Veränderungen in der biologischen Schichtung des Phytoplanktons noch durch das massenhafte Absinken der abgestorbenen Individuen, durch den sogenannten Leichenregen, hervorgerufen werden.

Während das Phytoplankton infolge des Mangels einer Eigenbewegung oder doch wegen seiner unzureichenden Lokomotionsmittel[1]) in seiner vertikalen Verteilung in hohem Grade von den jeweiligen Strömungen abhängig ist, sehen wir die Zooplanktonten mit ihren verschiedenartigen Schwimmorganen befähigt, selbst die ihnen zusagenden Schichten aufzusuchen. Diese liegen aber bei den einzelnen Gattungen und Arten und auch für dieselben Zooplanktonten in verschiedenen Gewässern und zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden tief.

Man hat, um dies gleich vorweg zu erwähnen, hauptsächlich die verschiedene Lichtintensität, den verschiedenen Grad der Durchsichtigkeit des Wassers für diese Verschiedenheiten in der Stratifikation des Zooplanktons verantwortlich gemacht. In den norddeutschen Seen kann man schon knapp unter der Oberfläche reiches Tierleben beobachten, was man mit der enormen Planktonflora am Wasserspiegel in ursächlichen Zusammenhang brachte. „In allen norddeutschen Seen ist die Entwicklung des Phytoplanktons eine so ungemein starke, daß fortwährend ein leichter, die unteren Wasserschichten beschattender Schleier sich an der unmittelbaren Oberfläche des Wassers findet, der besonders zur Zeit des Maximums der Entwicklung sehr viel Licht absorbieren muß. Unter dem Schutze dieses Schleiers nun können die tierischen Organismen bis nahe an die Oberfläche herankommen, ohne von den direkten Sonnenstrahlen belästigt zu werden.“ (Fuhrmann.)

Ganz anders liegen die Verhältnisse wieder in den Alpenseen. Die oberste 2—5 m-Schicht derselben ist gewöhnlich fast ganz azoisch zu nennen.

Auch beim Zooplankton ist die biologische Schichtung zahlreichen verändernden Einflüssen unterworfen. Ähnlich so wie bei den Plankto-

1) Wo, wie z. B. im Baikalplankton ein Aufsteigen der Algen tagsüber stattfindet, wird dies mit den Assimilierungsvorgängen der Grünalgen (Gasabscheidung) in Zusammenhang gebracht (Korotneff u. a.).

phyten werden vorübergehend durch die Bildung von Dauereiern sowohl wie durch intensiveren Leichenregen zunächst eine mehr gleichmäßige Verteilung der betreffenden Formen und endlich ausgesprochene Maxima in der Tiefe, über dem Grund bedingt. Manche Zooplanktonten, so gewisse Rotatorien, zerfallen allerdings sehr bald nach dem Tode. Aber die Loricae der Anuraeën z. B. können den zerstörenden Agentien lange widerstehen und bleiben noch lange im Wasser suspendiert.

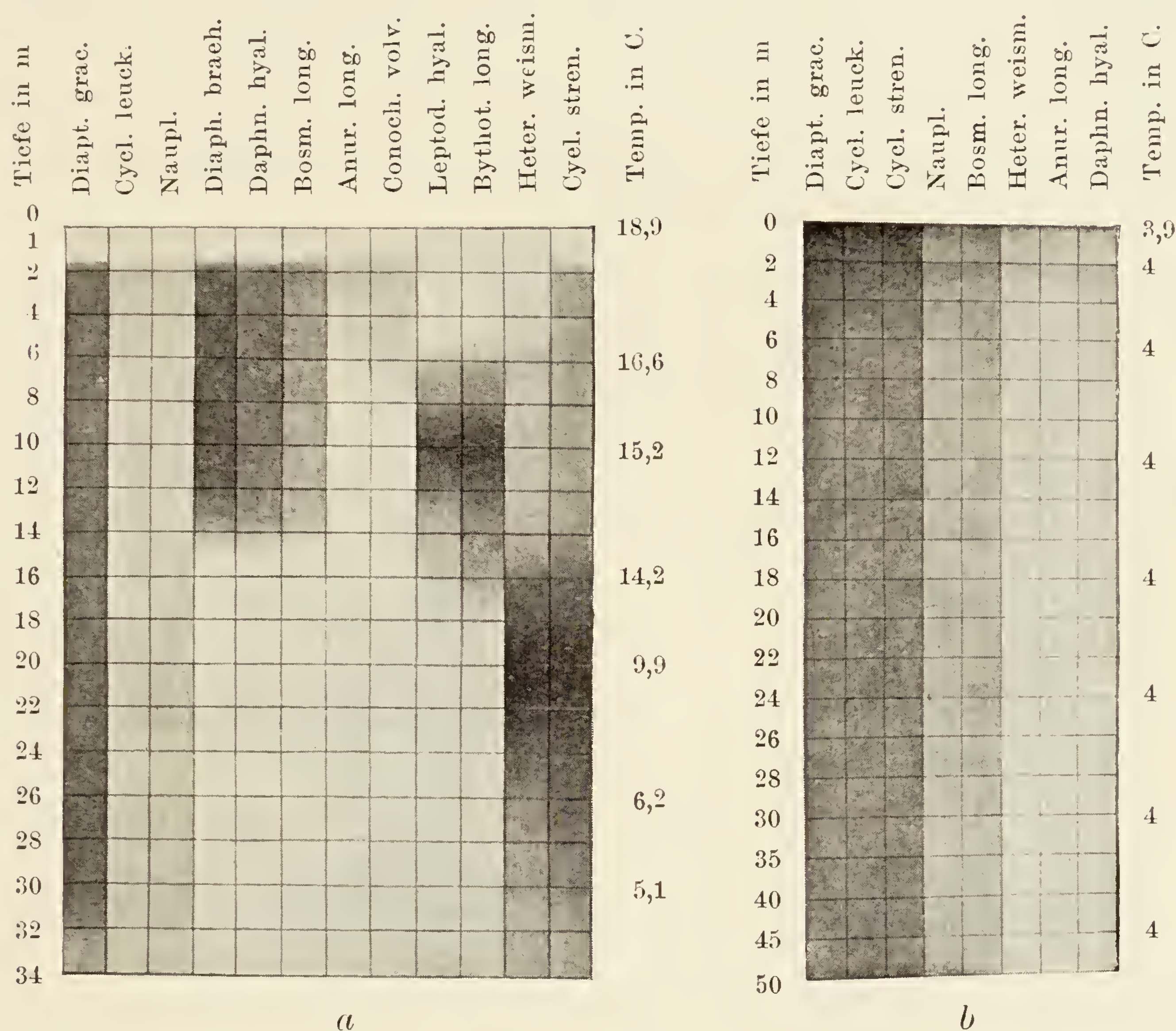


Fig. 181. Graphische Darstellung der Verbreitung des Bodensee-Planktons (nach Hofer).

a im Sommer. *b* im Winter.

In Diapt. grac. ist vielleicht auch D. laciniatus mit einbezogen!

Ferner sind auch äußere Einflüsse, Wind und Strömungen, sicher nicht ganz ohne Einfluß auf die vertikale Verteilung des Zooplanktons.

Endlich kann zu gewissen Zeiten (im Winter) die biologische Schichtung ganz aufgehoben werden, die Tiere sind dann gleichmäßig in allen Schichten verteilt wie im Bodensee (Fig. 181), oder sie kann auch über Winter erhalten bleiben wie im Achensee.

Die eben erwähnten kräftigen, aktiven Bewegungen ermöglichen auch eines der interessantesten und schönsten Phänomene: die periodischen vertikalen Wanderungen des Planktons.

Wenn auch in letzter Zeit abermals ein Forscher, Ekman, in den nordschwedischen Hochgebirgsseen die Oberfläche des Tages ebenso reich belebt fand wie des Nachts, werden wir trotzdem nicht fehl gehen, wenn wir die periodischen vertikalen Wanderungen als eine allgemein verbreitete Eigenschaft der limnetischen Zooplanktonten bezeichnen. Nur graduell kann sie verschieden sein, je nach den verschiedenen lokalen Verhältnissen, nach Jahreszeit, Art, Geschlecht und Alter der einzelnen Zooplanktonten.

Diese eben bezeichneten Verschiedenheiten erschweren auch den Versuch, ein allgemein gültiges Schema aufzustellen, nach dem dieses Phänomen vor sich geht. Es zeigt sich nämlich folgendes:

1. Die verschiedenen Arten des Zooplanktons zeigen das Phänomen in verschiedener Stärke.

2. Ein Zooplanktont wandert in einem See, in einem anderen (oft nahe gelegenen) soll er nicht wandern.

3. Die Strecke, auf der sich die tägliche vertikale Wanderung abspielt, ist bei Zooplanktonten derselben Art, aber in verschiedenen Seen verschieden groß.

4. Die vertikale Wanderung jugendlicher Planktonten ist geringer als die erwachsener Tiere, oder überhaupt nicht wahrnehmbar.

5. Die vertikale Wanderung ist bei Männchen und Weibchen derselben Art nicht vollkommen gleich.

6. Die Weite der täglichen vertikalen Wanderung ist schließlich auch nach der Jahreszeit verschieden.

Wenn tatsächlich die Hauptmasse des Zooplanktons zur Nachtzeit die oberflächlichen Wasserschichten bevölkert, um sich mit Tagesanbruch zum Teil wenigstens oder nur für längere oder kürzere Zeit in die Tiefe zurückzuziehen, dann mußte die Frage auftauchen, um welche Zeit wohl das Maximum an der Oberfläche angesammelt ist.

Bei der großen Verschiedenheit, mit der die einzelnen Planktonten je nach Art, Alter, Geschlecht usw. ihre periodischen Wanderungen ausführen, ist von vornherein nicht anzunehmen, daß sie sich alle und jederzeit um eine bestimmte Stunde in größter Menge an der Oberfläche ansammeln. Im allgemeinen wird man in den ersten Morgenstunden die größte Planktonanhäufung nahe der Oberfläche erwarten dürfen.

Man hat sich auch die Frage vorgelegt, in welcher Reihenfolge die einzelnen Arten am Abend an der Oberfläche erscheinen und gegen Morgen in die Tiefe versinken. Auch hier sind die Antworten recht verschieden ausgefallen.

„Die Fischzuchtanstalt des bayerischen Landesfischereivereines in Starnberg hat das nächtliche Aufwärtssteigen des Planktons im Starnberger See bereits praktisch nutzbar gemacht, indem zur Zeit der ersten Fütterung der Jungbrut täglich eine Stunde nach Sonnenuntergang der Fischwart der Anstalt an der Oberfläche Plankton als Futter für die Fischbrut sammelt. Die Ausbeute am Tage wäre an der Oberfläche eine höchst minimale, bei Nacht erbeutet der Fischer dagegen mit zwei großen Planktonnetzen leicht in ½ Stunde zirka ½—1 Liter sedimentierten Planktons.“ (Hofer).

2. Die vertikale Verteilung und die vertikale Wanderung des Haliplanktons.

Das Haliplankton breitet sich normalerweise von der Oberfläche der Ozeane bis in die größten Tiefen hinab aus. Wo wir azoische Schichten antreffen, läßt sich meist unschwer auch die Erklärung dafür finden (Schwefelwasserstoffgehalt).

So wie wir im Süßwasserplankton eine Massenansammlung des Planktons in den obersten Schichten und eine allmähliche Verarmung nach der Tiefe gewöhnlich wahrnehmen können, findet sich auch im Meere das Plankton am dichtesten in den obersten Schichten, d. h. ungefähr zwischen 0 und 200 m Tiefe. „In den folgenden Schichten ist überall noch Material enthalten, aber verglichen mit der Menge der Oberflächenschichten in verschwindend geringen Mengen“ (Schütt).

Die ersten verläßlichen Angaben über die Menge des in den einzelnen Schichten des Meeres angesammelten Planktons verdanken wir der deutschen Planktonexpedition. Es wurden damals sowohl Vertikalzüge mit einem Schließnetz als auch Stufenfänge gemacht. Wir erhalten z. B. auf Grund der in der Sargassosee und in dem Südäquatorialstrom ausgeführten Fänge pro 0,1 qm Oberfläche die folgenden Vergleichswerte:

Tiefe	Plankton-volumen	Tiefe	Plankton-volumen
0—200 m	1,0 ccm	600—1000 m	0,1 ccm
200—400 „	0,3 „	1000—2000 „	0,4 „
400—600 „	0,4 „		

Genauere Daten liefert uns das Studium der vertikalen Verbreitung der einzelnen Plankton-Komponenten selbst.

Um wieder mit den niedersten Phytoplanktonten zu beginnen, finden sich nach Fischer im freien Ozean Bakterien sowohl an der Oberfläche als auch in großen Tiefen. Der Keimgehalt der Ober-

fläche ist aber örtlich sehr verschieden und schwankt pro ccm zwischen 0 und 29,400. Als Durchschnitts-Keimgehalt wird die Zahl 1083 angegeben.

Im allgemeinen ist der Keimgehalt an der Oberfläche des offenen Ozeans ein geringer.

Die Schizophyceen scheinen vielfach direkt an der Meeresoberfläche am üppigsten zu gedeihen, kommen aber nach Wille auch noch in Tiefen von wenigstens 200 m vor.

Schröder, der das Phytoplankton des Neapler Golfes untersuchte, vermutet, „daß das Hauptverbreitungsgebiet der Bacillariaceen im Sommer nicht in den oberflächlichen Schichten des Meerwassers im Golf aufzusuchen ist“.

Anders liegen die Dinge in den kalten Meeren der höheren Breiten. In der Nordsee zeigen vor allem die Peridineen, in zweiter Linie aber auch die Diatomeen ein starkes Vordrängen in die oberflächlichen Schichten. „Die Tiefe dieser Schichten variiert etwas nach den Jahreszeiten; im Anfang des Sommers sind die von den Algen belebten Schichten sehr dünn, nur etwa 20 m tief; je mehr aber die Erwärmung sich gegen die Tiefe fortpflanzt, desto gleichmäßiger wird das Plankton verteilt, und im Herbst kann man noch in 60—80 m Tiefe eine nicht zu kleine Menge pelagischer Algen finden“ (Gran).

Über die vertikale Verteilung des Phytoplanktons in der Antarktis verdanken wir Karsten genauere Daten. Nach diesen enthält die obere Schicht von 200 m fast allein die Hauptmasse der lebenden Pflanzen, und zwar nimmt bis zu 40 m Tiefe die Masse dauernd zu, sie bleibt von 40—80 m Tiefe auf der maximalen Höhe stehen und fällt dann rasch ab. Die obersten Schichten zeigen interessante qualitative Unterschiede: die oberste 60 m-Zone (Oberflächen-Phytoplankton) beherbergt alle *Chaetoceros*- und *Rhizosolenia*-Arten, alle pelagischen Naviculoiden und Nitzschioideen.

In der darunter, von 60—200 m Tiefe liegenden Schicht (Tiefenplankton) gelangen die Coscinodiscoideen zur Vorherrschaft. Charakteristisch für diese Schicht ist noch das Zurücktreten der Massenentwicklung und die Vereinigung außerordentlich zahlreicher, verschiedener Arten in stets nur wenigen Individuen.

Die absterbenden Zellen dieser beiden oberen Schichten fallen nun wie ein dichter, anhaltender Regen in größere Tiefen, sind aber noch bis zirka 400 m Tiefe mit zahlreichen lebenden Elementen vermischt, doch nimmt der Prozentsatz der letzteren dauernd ab.

Schimper hat vor Jahren schon darauf aufmerksam gemacht, daß im tropischen Atlantik unter einer qualitativ mit den Meeres-

strömungen wechselnden Planktonflora der oberen 80 m-Schicht ein eigenartiges, gut charakterisiertes Phytoplankton die folgende 20 m-Schicht (d. i. also zirka von 80—100 m Tiefe) belebt. Diese „Schattenflora“ oder „dysphotische Vegetation“, welche die intensive Belichtung und hohe Temperatur des Oberflächenwassers scheut, besteht einerseits aus einer kugeligen, einzelligen, mit grünen Chlorophyllkörnern ausgestatteten Alge, *Halosphaera viridis* (Farbentafel Fig. 5), andererseits aus zwei Arten der Gattung *Planctoniella* (Fig. 76, S. 101) und endlich aus einer mit relativ dickem Kieselpanzer ausgestatteten Diatomee aus der Gattung *Coscinodiscus* (Fig. 66, S. 97); sie alle scheinen normalerweise nicht unterhalb 300 m, wo für unser Auge bereits Dunkelheit herrscht, hinabzusteigen (Chun).

Ähnlich ist nach Karsten die vertikale Verteilung des indischen Phytoplanktons.

Im antarktischen Gebiet ist von einer Schattenflora wenig wahrzunehmen, „zumal da auch ein charakteristischer Vertreter, nämlich die Gattung *Halosphaera*, mit dem Eintritt in das Kaltwasser fehlt“ (Chun).

Anders in den Nordmeeren. Für die wärmsten Teile des Gebietes, entlang der norwegischen Küste („Tripos-Region“), stellte Gran folgendes fest: „Die einzigen Arten, die in bedeutender Menge auftreten können, sind *Halosphaera viridis* samt *Coscinodiscus*-Arten und anderen ähnlich gebauten Diatomeen, die wahrscheinlich mit viel schwächerem Lichte auskommen können als die zarteren Formen wie *Chaetoceras* und *Rhizosolenia*; man könnte an eine „Schattenflora“ im Sinne Schimpers denken, der im tropischen Atlantischen Ozean dieselben Gattungen in den tieferen Schichten vorherrschend fand; im nordischen Winter leben sie selbstverständlich nahe der Meeresoberfläche, wo die Lichtintensität doch relativ gering ist.“

Faßt man die bisherigen Resultate bezüglich der vertikalen Verteilung des marinen Phytoplankton zusammen, so lehren sie, daß die Planktonflora nur auf eine außerordentlich dünne, oberflächliche Schicht von etwa 200 m angewiesen ist und unterhalb 400 m völlig schwindet.

Unter den Protozoen sind wir gegenwärtig wohl am besten über die vertikale Verteilung der Radiolarien unterrichtet und unter diesen am genauesten über die bathymetrische Schichtung der Acanthometriden und Tripyleen. Nach den neueren Untersuchungen von Popofsky, Haecker, Borgert und Immermann können wir diesbezüglich in den warmen Meeren folgende drei Schichten unterscheiden:

1. Eine Oberflächenschicht von 0—400 m; in ihr leben die Acanthometriden, da sie als Warmwassertiere die kälteren Tiefentemperaturen nicht ertragen.

Haecker möchte diese Oberflächenschicht noch unterteilen in

a) eine Collidenschicht von 0—50 m, in der Tripyleen fast vollkommen fehlen, Colliden aber als Leitformen zu betrachten sind,

b) eine Challengeridenschicht von 50—400 m, wegen der für diese Tiefen charakteristischen Challengeriden so genannt.

2. Eine mittlere Schicht, die Tuscarorenschicht Haeckers, erstreckt sich in den wärmeren Meeren von 400—1500 m, in der Antarktis aber von 150—1500 m; in ihr hält sich die Hauptmasse der großen Radiolarien auf, so von den Aulacanthiden Arten der Gattung *Aulographis, Auloceros, Aulospathis*, von der bekannten *Aulacantha scolymantha* die Riesenform der Tiefe (s. Fig. 132 b, S. 129) var. *bathybia*, ferner große Castanelliden und Medusettiden.

Auch diese Zone läßt sich noch weiter unterteilen. Haecker unterscheidet:

a) eine Pandoraschicht von 400—1000 m, nach der Leitform *Aulographis pandora*,

b) eine Aulospathisstufe von 1000—1500 m, für die zwei *Aulaspathis*-Arten charakteristisch sind.

3. Eine dritte, die Tiefen- oder Pharyngellenschicht endlich reicht von 1500—5000 m und beherbergt einige hochspezialisierte, große Challengeriden, wie *Challengeron naresi*, Arten der Gattung *Porcupinia, Porospathis, Conchopsis* und *Pharyngella gastrula.*

Unter den Coelenteraten scheinen die craspedoten Medusen ausschließlich den oberflächlichen Wasserschichten anzugehören, wenn sie sich auch gelegentlich in tiefere Schichten zurückziehen können (Maas).

Unzweifelhafte Tiefseemedusen treffen wir aber jedenfalls unter den Acraspeden an, so als bekannteste die Arten der Gattung *Periphylla* und *Atolla.*

Echte Tiefseeformen gibt es auch unter den Siphonophoren und Ctenophoren.

Aus leichtbegreiflichen Gründen werden die planktonischen Larvenformen der Litoralfauna sich zumeist in den obersten Wasserschichten aufhalten, doch scheint ihnen hier von der Natur ein weiter Spielraum zur Verfügung gestellt worden zu sein. Van Beneden berichtet z. B., daß die Larven des bekannten *Cerianthus membranaceus* zwischen 0—400 m zu leben vermögen. Während ferner bisher sämtliche Echinodermenlarven für „superfiziell — planktonisch“ gehalten

wurden, scheint nach Köhler und Vaney in *Stellosphaera mirabilis* eine bathypelagische Asteridenlarve vorzuliegen.

Unter den Annelidenlarven sollen nach Haecker die jungen Polynoiden das Küstengebiet meist nicht außerhalb der Tiefenlinie von 200 m verlassen. Die echt planktonischen Anneliden dagegen können bis in erhebliche Tiefen hinabsteigen. Bemerkenswert ist nach Reibisch das Vorkommen von *Pelagobia* in größeren Tiefen, und zwar bis zu 1500—1700 m.

An besondere Tiefen scheinen einige Chaetognathen angepaßt zu sein.

Unter den Crustaceen beanspruchen die Copepoden auch in dieser Frage das größte Interesse. Sie bevölkern das Meer fast ausnahmslos in allen seinen Schichten bis in die größten Tiefen. Die Valdivia-Expedition erbeutete eine lebende *Euchirella venusta* noch in einem Schließnetzfang aus 4600—4950 m.

Dahl möchte nach den Ergebnissen der Planktonexpedition folgende drei Regionen unterscheiden, „die je ihre charakteristischen Arten beherbergen“.

1. Eine Oberflächenregion von 0—100 bzw. 200 m Tiefe; sie wird hauptsächlich von Arten der Gattung *Calanus*, *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Centropages* und *Corycaeus* bevölkert.

2. Eine mittlere Region von 200—1000 m Tiefe. Arten der Gattungen *Gaetanus*, *Scolecithrix* usw. sollen für diese Zone charakteristisch sein.

3. Eine Tiefenregion von 1000 m abwärts: in ihr leben *Heterorhabdus*-, *Augaptilus*-, *Euchirella*-Arten u. dgl.

Während wir die marinen Cladoceren und die Larven der Cirripedien wohl mit Sicherheit als ausschließliche Bewohner der oberen Wasserschichten ansehen können, dürften unter den Ostracoden sich zweifellos echte Tiefseeformen vorfinden.

Was die einzelnen Gattungen und Arten anlangt, so leben die Mehrzahl der Conchoecien in den oberflächlichen Schichten von wenigen hundert Metern und verirren sich nur ausnahmsweise in größere Tiefen, einige Formen, wie *Conchoecia caudata*, scheinen mittlere Tiefen, von etwa 400—800 m zu bevorzugen, wieder andere endlich dürften als echte Tiefseeformen anzusprechen sein, so *Archiconchoecia cucullata* (von 900 m ab) und *Halocypris cornuta* var. *dispar*.

Unter den Amphipoden scheint die Hauptmasse der Hyperiden in 0—400 m Tiefe sich aufzuhalten (Vosseler), doch fehlt es auch nicht an echten Tiefseeformen. Woltereck nennt die Lanceoliden „eine ausgesprochen bathypelagische Tiergruppe“ und *Thaumatops*

einen pelagischen Tiefseebewohner, der aber gelegentlich, vielleicht zu bestimmten Zeiten, der Oberfläche nahekommt.

Unter den Euphausien fällt *Euphausia* selbst besonders durch ihre „bathymetrische Energie“ auf, indem sie von der Oberfläche bis zu beträchtlicher Tiefe hinabsteigt.

Für die Gattung *Thysanopoda* ist ein Absteigen in größere Tiefen durch die Befunde des „Albatroß“ und „National“ wahrscheinlich gemacht, und *Bentheuphausia* nennt Hansen eine richtige Tiefenform.

Auch *Nematoscelis* und *Stylocheiron* werden wir als typische Tiefenbewohner anzusehen haben, wenn sie auch unter gewissen Umständen an der Oberfläche erscheinen.

Daß selbst die altertümliche Gruppe der Phyllocariden einen echt bathypelagischen Vertreter besitzt, geht aus den Funden der *Nebaliopsis typica* G. O. Sars hervor, die bisher vom „Challenger“, „Antarctic“ und von der „Valdivia“ durchaus in tieferen Schichten freischwimmend gefunden wurde.

Die planktonischen Decapoden aus der Familie der Sergestiden hielt man früher für Oberflächenformen, doch trifft dies wohl nur für die jüngeren Stadien zu, während die erwachsenen Tiere offenbar größere Tiefen bevorzugen.

Die Decapodenlarven endlich kommen nach Ortmann sowohl an der Oberfläche als auch in einiger Tiefe vor und Ähnliches dürfte wohl auch von den meisten Molluskenlarven gelten.

Unter den erwachsenen Mollusken verraten sich schon durch ihre Farblosigkeit die tauchfähigen und in größere Tiefen absinkenden Formen *(Phyllirhoë)*.

Genaue Daten über die vertikale Verteilung der Pteropoden geben uns Meisenheimer und Schiemenz. Danach haben wir es mit typischen Bewohnern des Oberflächenwassers zu tun, wenn auch die Pteropoden nicht gerade sonderlich knapp an der Oberfläche weilen.

Ausgesprochene Tiefenformen finden wir unter den pelagischen Cephalopoden. Wir erwähnen nur die zarten, durchsichtigen Cranchiaden.

Bezüglich der Tiefenausbreitung der Tunicaten verdanken wir zunächst dem besten Kenner der Appendicularien, Lohmann, genaue Aufschlüsse über diese Gruppe. Die quantitativen Fänge des „National“ haben ergeben, daß unterhalb 200 m nur sehr wenig Appendicularien vorkommen, nämlich in einer Wassersäule von 3000—200 m weniger als $^1/_{10}$ der oberhalb 200 m im Durchschnitt vorkommenden Individuen.

Die einzigen unzweifelhaften Tiefseeappendicularien gehören den Gattungen *Megalocercus* und *Bathochordaeus* an.

So wie die Appendicularien dürften auch die Pyrosomen und Salpen den großen ozeanischen Tiefen größtenteils fehlen.

Die planktonischen Fischeier treiben nach Ehrenbaum meist in den oberflächlichen Wasserschichten, aber auch noch in Tiefen von 20—40 m und darüber; noch wenig erforscht sind jene, die über oder nahe dem Grunde flottieren, ähnlich wie gewisse Annelidenlarven.

In den Schließnetzfängen des „National", soweit sie in mehr als 200 m Tiefe ausgeführt wurden, kamen nach Lohmann nur zweimal Fischeier ins Netz: einmal im Guineastrom aus 390—190 m Tiefe und dann in der Irmingersee aus 1000—800 m Tiefe je zwei Eier; im letzteren Falle handelt es sich um das sog. „Zackenei" (von *Macrurus?*), das offenbar an eine Tiefe unter 100 m gebunden ist und nur Temperaturen unter 15⁰ C zu vertragen scheint.

Wie sehr die Fischeier von den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Wassers, in dem sie schweben, abhängig sind, lehren in überzeugender Weise die Ergebnisse der „Internationalen Meeresforschungen". Ehrenbaum und Strodtmann zeigten in Übereinstimmung mit älteren Angaben englischer Autoren, daß die Eier im allgemeinen das spezifische Gewicht des Wassers haben, in dem sie sich aufhalten, teilweise wohl auch ein wenig leichter sind. Das gilt namentlich von den frisch abgelegten Eiern. Im Laufe der Entwicklung des Embryos aber nimmt das spezifische Gewicht etwas zu, und man findet daher die älteren Eier auch zahlreicher in den tieferen Schichten der Nordsee; in der salzarmen östlichen Ostsee finden sich Fischeier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden. Auch die Strömungsverhältnisse spielen bei der vertikalen Verbreitung der Fischeier sehr wahrscheinlich eine bedeutendere Rolle, indem sie eine Übereinanderschichtung von Wasser verschiedenen Salzgehaltes bedingen.

Die Fischlarven finden wir ebenso wie die planktonischen Eier zumeist in den oberflächlichsten Wasserschichten, bald knapp unter dem Wasserspiegel, bald zugleich mit den ältesten Eiern etwas tiefer. Mit dem fortschreitenden Wachstum werden die künftigen Grundfische sich immer mehr zu ihren definitiven Wohnplätzen am Meeresgrunde niedersenken.

Das gilt nicht nur von den Grundfischen der Küstenregion, sondern auch sicher zum Teil wenigstens von den Fischen der Abyssalregion. Aus dem Umstande, daß sich das Augenpigment einer Anzahl von Tiefseefischen in der Jugend in Lichtstellung, im Alter

dagegen in Dunkelstellung befindet, schließt Brauer, daß diese Tiere ihre Entwicklung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen und später erst die dunklen Regionen aufsuchen; für *Argyropelecus* ist dieses auch durch die Stufenfänge der Valdivia-Expedition bewiesen; für *Trachypterus* und *Macrurus* hat Lo Bianco gezeigt, daß die Larven dieser abyssalen Formen im Neapler Golf in den oberen, mehr oder minder belichteten Wasserschichten leben. Der Valdivia-Expedition gebührt weiter das Verdienst, den Nachweis erbracht zu haben, daß viele bisher für typische Grundbewohner gehaltene Formen eine bathypelagische (= pelagoabyssale) Lebensweise führen, so namentlich eine Anzahl von Tiefseeaalen und Lophiiden.

*　*
*

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, für die vertikale Verteilung des Planktons mehrminder allgemein gültige Schemen aufzustellen. Haeckel unterscheidet z. B. diesbezüglich folgende drei Arten von Plankton:

1. ein pelagisches Plankton, d. s. diejenigen aktiv oder passiv schwimmenden Tiere und Pflanzen, welche an der Oberfläche des Meeres schwimmend angetroffen werden, gleichviel ob sie sich nur hier oder zugleich in einer variablen Tiefe unterhalb derselben finden;

2. ein zonarisches Plankton; dahin gehören diejenigen Planktonten, welche nur in einer bestimmten Tiefenzone des Ozeans vorkommen und weder oberhalb derselben (an der Oberfläche der See) noch unterhalb (am Meeresboden) angetroffen werden.

3. ein bathybisches Plankton (= profunder Auftrieb), das sind jene Zooplanktonten der Tiefsee, welche immer nur über deren Boden schweben, ohne ihn zu berühren, gleichviel ob sie zu dem abyssalen Benthos in bestimmten Beziehungen stehen oder nicht.

Dieser mehr nach der Qualität des Planktons getroffenen Haeckelschen Schichtenanordnung können wir zur Ergänzung die von Chun (auf Grund der Schließnetzfänge der „Valdivia“) aufgestellte Schichtenfolge anreihen, die wir die biologische nennen könnten.

Auch Chun unterscheidet drei Etagen, und zwar:

1. Die oberste Etage: sie reicht bis zu 80 m hinab und ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die niederen pflanzlichen Organismen unter dem Einfluß des Sonnenlichtes üppig gedeihen und durch Assimilation ihren Leib aufbauen.

2. Die zweite Etage reicht von 80 m bis zu etwa 350 m in den Tropen, wo sie dann gelegentlich mit der Sprungschicht zu-

sammenfällt, im Kaltwasser (Antarktis) nur bis 200 m Tiefe. In ihr finden (unabhängig von den verschiedenen dort obwaltenden Temperaturen) nur wenig pflanzliche Organismen ihre Existenzbedingungen. Diese „Schattenflora“ Schimpers setzt sich, wie schon früher erwähnt, vorzüglich aus einigen Diatomeengattungen (*Planktoniella, Asteromphalus, Coscinodiscus*) und aus der kugeligen grünen Alge *Halosphaera* zusammen.

3. Die dritte Etage reicht von 200 bzw. 350 m bis zum Grunde. Für sie ist der Mangel an lebendem Phytoplankton charakteristisch. Direkt unterhalb der Vegetationszone des Phytoplanktons, also etwa von 200—400 m Tiefe, entfaltet sich sowohl was Arten- als auch was Individuenzahl anbelangt, ein äußerst reiches tierisches Planktonleben, weil sich hier offenbar, an der Quelle der marinen Urnahrung, die günstigsten Ernährungsbedingungen finden.

Ähnlich der Chunschen biologischen Schichtenfolge ist die Verteilung der drei Planktonzonen im Mittelmeer, die Lo Bianco aufstellt; für ihre Begrenzung ist, mit Ausnahme der tiefsten Schichte, weniger die Temperatur als vielmehr die verschiedene Lichtintensität maßgebend. Lo Bianco unterscheidet:

1. Ein Phaoplankton, das von der Oberfläche bis zu ca. 30 m Tiefe reicht; die Kleinheit der Individuen ist ein hervorstechendes Merkmal der Bewohner dieser Zone. Im übrigen ist die Zusammensetzung des Phaoplanktons der Hochsee nicht unerheblich von der Zusammensetzung des Küstenplanktons verschieden.

2. Ein Knephoplankton, das von 20—30 m Tiefe bis zur äußersten Grenze des Lichtes (ca. 500 m) hinabreicht. Geschützt vor den direkten Sonnenstrahlen wie vor starker Wellenbewegung bietet diese Schattenzone einer reich entfalteten Planktonwelt die besten Existenzbedingungen. Da der Golf von Neapel nirgends Tiefen von ca. 400 m überschreitet, lassen sich in seinem Plankton nur die beiden erwähnten Zonen unterscheiden.

3. Ein Skotoplankton reicht im Mittelmeer von ca. 500 m bis an den Grund der Tiefsee und umfaßt die echten Tiefseeplanktonten.

Bezüglich der temporal verschiedenen Verteilung des Planktons in vertikaler Richtung lassen sich unterscheiden:

1. Autopelagische (nach Haeckel) oder superficiale (nach Chun) Planktonten, das sind solche, die konstant an der Oberfläche oder in geringer Tiefe unter derselben leben, wie z. B. einige Radiolarien, Medusen und Copepoden.

2. Bathypelagische (nach Haeckel) oder interzonar pelagische Planktonten (nach Chun), die nicht nur an der Oberfläche

vorkommen, sondern zu gewissen Zeiten auch in die Tiefe hinabgehen; wir können sie unterteilen in:

a) Nyktipelagische[1]), welche nur des Nachts an die Oberfläche steigen, tagsüber aber in der Tiefe weilen, wie z. B. zahlreiche Medusen, Pteropoden, Heteropoden, Crustaceen;

b) Chimopelagische, welche nur im Winter an die Oberfläche auftauchen, im Sommer dagegen in der Tiefe verborgen sind;

c) Allopelagische Planktonten, die unregelmäßig, scheinbar unabhängig von den Faktoren, die das Erscheinen und Verschwinden der beiden anderen bedingen, auftauchen und ebenso wieder absinken.

3. Spanipelagisch endlich möchte Haeckel jene Planktonten bezeichnen, welche fast immer in größerer Tiefe leben und nur recht selten und ausnahmsweise zur Oberfläche kommen.

Wir ersehen daraus, daß so wie das Süßwasserplankton auch das Plankton des Meeres in regelmäßigen, z. T. wohl auch unregelmäßigen Intervallen in seiner vertikalen Ausbreitung Veränderungen erfährt, die man gewöhnlich ebenfalls als „vertikale Wanderungen“ zu bezeichnen pflegt. Die nächtlichen Wanderungen gehen entweder aus der Tiefe empor oder von der Oberfläche in die Tiefe, wie dies z. B. Doflein für das Plankton der Sagamibucht (Japan) nachweisen konnte.

Sonderbarerweise pflegen auch einige benthonische Küstenformen bei Sonnenuntergang den Boden zu verlassen und die Nacht über mit den echten Planktonten ein freies Vagabundenleben zu führen (Benthonische Ostrakoden, Schizopoden).

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch echte Tiefseeplanktonten regelmäßige vertikale Aufwärtswanderungen in die oberflächlicheren Wasserschichten oder doch bis in mittlere Zonen unternehmen.

Eine besondere Art vertikaler Wanderung ist die ontogenetische Wanderung vieler Planktonten, die darin besteht, daß Planktonformen ihre Entwicklung in verschieden tiefen Wasserschichten durchlaufen; als typisches Beispiel führen wir die Entwicklung der *Velella* an (Fig. 182).

Vielleicht wird der künftigen Planktonforschung der exakte Nachweis gelingen, daß die Jugend des superfizialen wie des abyssalen Planktons sich zu einem Stelldichein im Dämmerlicht der Mittellagen

1) Haecker nennt „nyktiplanktonisch“ die Bewohner seiner Pharyngellenschicht (von 1500—5000 m), mit Rücksicht auf die ältere Haeckelsche Bezeichnung „nyktipelagisch“, womit etwas ganz anderes gemeint ist, ein wenig glücklich gewählter Terminus.

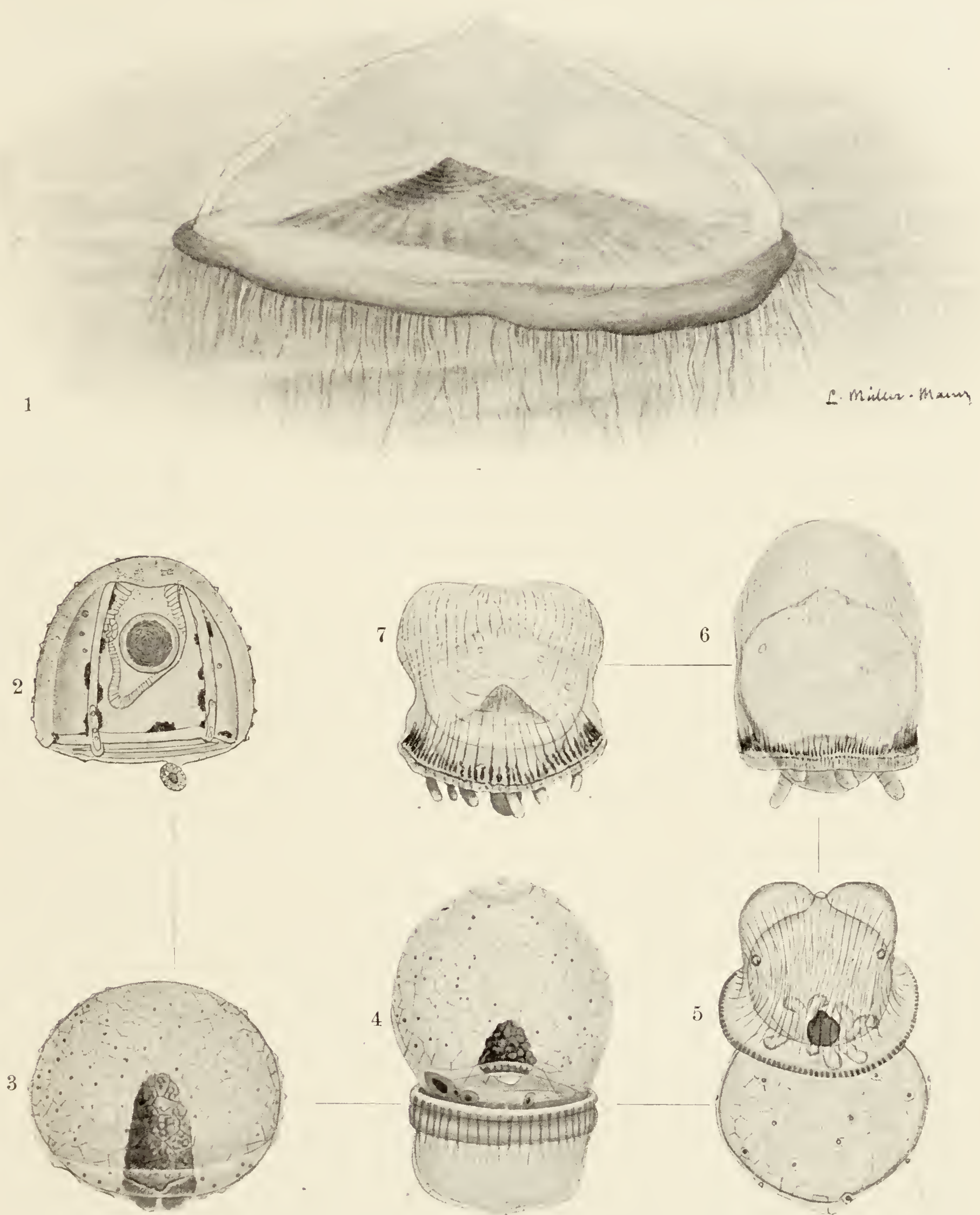


Fig. 182. Ontogenetische Wanderung von *Velella spirans Eschz.*

1 Erwachsenes, auf der Meeresoberfläche treibendes Tier (Original). 2 Eine der von den Stolonen sich ablösenden und absinkenden Geschlechtsmedusen, *Chrysomitren* (nach Metschnikoff). 3, 4 Junge, tentakellose und kurz vor der Metamorphose stehende *Conarien*, bei beiden oben Porus der Planula; aus der Tiefsee (nach Woltereck). 5 Junge, aufsteigende *Rataria* (nach Chun). 6, 7 Ältere, aufgetauchte *Ratarien* (Original). (Die einzelnen Figuren nicht im richtigen Größenverhältnis dargestellt.)

unserer tiefen Weltmeere zusammenfindet, und in diesem Sinne möge auch Chuns Gedanke gedeutet werden, daß nämlich die Tiefenschichten der Ozeane gewissermaßen den Mutterboden pelagischen Tierlebens darstellen, von dem zeitweilig Schwärme sowohl an die Oberfläche wie auf den Meeresgrund entsendet werden.

3. Die Ursachen der aktiven (vertikalen) Wanderung des Planktons.

Wenn wir nach den verschiedensten Methoden, durch Experimente im Freien sowohl wie im Laboratorium, in übereinstimmender Weise ein Absinken des Planktons (in seiner Hauptmasse wenigstens) während der hellen Tagesstunden, ein Aufsteigen zur Nachtzeit feststellen konnten, drängt sich uns die Frage auf, durch welche Faktoren diese sehr rhythmisch verlaufende Erscheinung zu erklären wäre. Es war naheliegend, zunächst an eine Abhängigkeit vom Licht zu denken; man sprach von „lichtliebenden und dunkelliebenden, lichtscheuen" Organismen. „Leukophobie" sollte das Plankton veranlassen, am Tage in die Tiefe zu sinken (Fuchs).

Damit ist aber noch nicht erklärt, was die „Tiere der Dunkelheit" veranlaßt, in der Nacht wieder an die Oberfläche emporzusteigen. Da sprach J. Loeb im Jahre 1888 den Gedanken aus, daß die Tendenz der Organismen, sich zur Lichtquelle zu bewegen oder sich von ihr abzuwenden, nicht ein Ausdruck einer Vorliebe für Licht oder Dunkelheit sei, sondern nur eine mechanische Lichtwirkung von derselben Art, wie sie uns als „Heliotropismus" bei den Pflanzen schon seit langem bekannt ist. Handelt es sich um zur Lichtquelle in bestimmter Weise gerichtete Krümmungen festsitzender Tiere und Pflanzen, so sprechen wir von Heliotropismus, während wir bei Pflanzen wie Tieren, die einer selbständigen Ortsveränderung fähig sind, von Phototaxis sprechen, sofern diese Fortbewegungen von Lichtstrahlen in bestimmter Weise beeinflußt werden. So sind gewisse Hydroidpolypen z. B. heliotropisch, die an den Polypenstöckchen freiwerdenden Hydroidmedusen aber phototaktisch.

Entsprechend dem positiven oder negativen Heliotropismus können wir auch von einer positiven oder negativen Phototaxis reden, je nachdem die phototaktischen Ortsveränderungen den Organismus der Lichtquelle nähern oder ihn entfernen, und zwar erfolgen die phototaktischen Progressivbewegungen im wesentlichen in der Richtung der Lichtstrahlen, wenn auch dabei zuweilen positiv phototaktische Planktonten — nach menschlicher Empfindungsweise geschätzt — aus einem „hellen" in einen „dunklen" Raum geführt werden. Ferner

konnte Loeb zeigen, daß vorwiegend die stärker brechbaren, kurzwelligen, blauen Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums die Orientierung bewirken.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei manchen Planktonten phototaktische Bewegungen nur in einer bestimmten Epoche ihres Daseins, meist in der Jugend, deutlich hervortreten; so sind z. B. die Planktoncrustaceen meist als Larven (Nauplien usw.) am auffallendsten phototaktisch; auch die verschiedenen Geschlechter einer Art dürften diesbezüglich sich verschieden verhalten.

Von größter Bedeutung für die vertikale Wanderung des Planktons ist endlich die zuerst von Groon und Loeb an Cirripedien-Nauplien festgestellte Tatsache, daß diese je nach der Dauer und Intensität der Belichtung verschieden rasch ihre Phototaxis ändern und somit abwechselnd positiv und negativ phototaktisch werden können. Dieser rhythmische Wechsel vermag uns auch die Erklärung zu geben, warum das Plankton, das während des Tages in die Tiefe sank, zur Nachtzeit wieder an die Oberfläche emporsteigt. Die Planktonten, die im Laufe des Tages negativ phototaktisch wurden, werden während der Nacht wieder positiv phototaktisch und müssen darum wieder an die Oberfläche des Wassers zurückkehren.

Der Moment allerdings, wann diese Umkehr der Phototaxis erfolgt, ist bei den verschiedenen Arten, Geschlechtern und auch Altersstadien, kurz er ist individuell verschieden, und schon daraus können wir ersehen, warum die Wanderungen des „nyktipelagischen Planktons" nicht einheitlich verlaufen.

Der Experimentator hat es nun in der Hand, die Richtung phototaktischer Bewegungen seiner Versuchsobjekte zu jeder beliebigen Zeit zu ändern. So vermögen z. B., wie Loeb an Copepoden, Towle an einem Ostracoden, Verfasser und später auch Schouteden an Cladoceren zeigen konnten, Erschütterungen, also mechanische Reize, den Sinn der Phototaxis umzukehren. Vielleicht läßt sich daraus erklären, warum, wie J. Thompson berichtet, gewisse haliplanktonische Copepoden, die bei glatter See knapp unter dem Wasserspiegel leben und sogar Luftsprünge auszuführen vermögen, bei bewegter See in die Tiefe tauchen.

Aber auch durch thermische und chemische Reize kann eine Umkehr phototaktischer Bewegungen erzielt werden, und zwar macht:

Temperaturerhöhung oder	—	phototaktische	Organismen	noch mehr	—
Konzentrationsherabsetzung	+	„	„		—
Temperaturerniedrigung od.	—	„	„		+
Konzentrationserhöhung	+	„	„	noch mehr	+

Nur mit wenig Worten soll im folgenden auf die von Loeb entwickelte Theorie des Tropismus (in unserem speziellen Falle der phototaktischen Bewegungen) eingegangen werden. Loeb findet, daß die auf ein bestimmtes Ziel (hier eine Lichtquelle) gerichteten Bewegungen der Tiere von einem Mechanismus abhängen, der im wesentlichen eine Funktion der symmetrischen Struktur und der symmetrischen Verteilung der Reizbarkeit auf der Körperoberfläche der Lebewesen ist. Symmetrische Punkte der Oberfläche eines Organismus haben gewöhnlich dieselbe Reizbarkeit, d. h. wenn sie in gleicher Weise gereizt werden, erfolgt quantitativ wie qualitativ dieselbe Bewegung; nur die Richtung der Bewegung ist verschieden. Dabei haben dem vorderen Körperende näher liegende Punkte gewöhnlich eine höhere, resp. andere Reizbarkeit wie Punkte der hinteren Körperoberfläche. Wenn diese Kraftlinien, in unserem Falle Lichtstrahlen, die eine Seite eines Organismus in größerer Dichte treffen als die andere Seite, so bleibt offenbar die Spannung der kontraktilen Elemente des Organismus auf beiden Seiten nicht die gleiche, und ein Dreh- oder Krümmungsbestreben muß resultieren; die Drehung oder Krümmung geht so weit, bis die Symmetriepunkte auf beiden Seiten des Organismus wieder unter gleichem Winkel von den Kraftlinien (Lichtstrahlen) getroffen werden. Diese automatische Orientierung eines Organismus in einem Kraftfelde nennen wir eben „Tropismus“ oder zu deutsch: Richtungsbewegung (Pfeffer).

Wenn wir ferner von der Annahme ausgehen, daß das Licht auf die Organismen chemisch wie ein Katalysator wirkt, so werden wir phototaktische Bewegungen überall da erwarten dürfen, wo photosensive Stoffe oder Prozesse vorhanden sind, gleichgültig ob spezielle photorezeptorische Apparate (Augen) vorhanden sind oder nicht, und es muß auch möglich sein, durch chemische Stoffe, insbesondere solche, die im Organismus selbst gebildet werden, die phototaktischen Bewegungen der Planktonten zu beeinflussen. Das ist nun in der Tat Loeb auch gelungen. Junge Exemplare von Cyclops z. B. können durch Säuren, namentlich CO_2, positiv phototaktisch gemacht werden, und ebenso verhalten sich nach meinen Versuchen Artemien; $NaHO$ aber macht sie, jedoch nur weniger ausgesprochen, negativ phototaktisch. Ältere Individuen sind offenbar weniger phototaktisch als die Jugendstadien, d. h. sie bewegen sich nicht in so gerader Linie zum Lichte, aber Loeb konnte zeigen, daß auch sie unter dem Einflusse von Alkali die Lichtseite des Gefäßes, wo sie sich unter dem Einfluß von Säure sammeln, verlassen und an die Zimmerseite gehen, freilich nicht gradlinig, sondern stoßweise und etwas unregelmäßig.

Ebenso konnten junge, schwach positiv oder indifferent phototaktische Daphnien mit Säuren, namentlich mit CO_2, sehr energisch positiv phototaktisch gemacht werden.

Endlich legte sich Ostwald die Frage vor, „ob nicht vielleicht ein Zusammenhang der phototaktischen Erscheinungen mit den Atmungs- oder Oxydationsvorgängen im allgemeinen Sinne, d. h. mit der Gewebeatmung, im Gegensatz z. B. zu den speziellen Oxydationsvorgängen gewisser Nahrungsbestandtteile usw., besteht.“ Er versuchte dies dadurch klarzulegen, daß er die Einwirkungen des Lichtes auf die Fermente oder Stoffe, welche bei den Oxydationsvorgängen im Tierkörper sicher oder mit großer Wahrscheinlichkeit eine wichtige Rolle spielen, an Extrakten dieser Fermente aus den Geweben und Körperflüssigkeiten derselben studierte. Diese zwei untersuchten Fermente sind die H_2O_2 zersetzende Katalase und die Guajac mit und ohne H_2O_2 bläuende Peroxydase. Nun hat Ostwald seine Untersuchungen zwar, wenn auch vom Studium phototaktischer Daphnien ausgehend, nicht an Planktontieren, sondern an Insekten (hauptsächlich Raupen) vorgenommen. Trotzdem glaube ich sie aber kurz erwähnen zu müssen, da sie mir auch für unsere Fragen von weitgehendster Bedeutung zu sein scheinen.

Es hat sich u. a. ergeben, daß in derselben regelmäßigen Weise, in welcher bei Belichtung der Katalasengehalt im Tierkörper zerstört wird, der Peroxydasengehalt sich vermehrt. Positiv phototaktische Tiere sind außerordentlich katalasereich, aber sehr peroxydasearm, negativ phototaktische Tiere dagegen sehr peroxydasereich und relativ katalasearm. Die entsprechenden positiv und negativ phototaktischen Bewegungen führen zu einer Annäherung dieser beiden Ungleichgewichte aneinander sowie zur Herstellung eines physiologischen Gleichgewichtes oder mittleren Wertes des Konzentrationsverhältnisses der zwei Oxydasen. Weiterhin hat sich gezeigt, daß die phototropische Reaktion an und für sich ein lebenserhaltender Akt ist, indem positiv phototaktische, hungernde Tiere länger im Hellen als im Dunkeln, negativ phototaktische, hungernde Tiere länger im Dunkeln als im Hellen bei sonst vollkommen gleichen Versuchsbedingungen am Leben bleiben.

Indessen sind gewiß Lichtreize nicht die einzigen Reize, die in unserem Spezialfalle die vertikale Wanderung des Planktons verursachen. Auch thermische Reize können eine Fortbewegung der Planktonten zur Reizquelle oder von ihr weg bedingen, und wir sprechen dann von thermotaktischen Bewegungen.

Vielleicht weniger bedeutungsvoll für die vertikale Wanderung oder zum mindesten in ihrer Bedeutung noch wenig bekannt sind die

geotaktischen Bewegungen, welche die Organismen in der Richtung der Schwerkraft in positivem oder negativem Sinn ausführen. Nach Esterly sind die Weibchen von *Cyclops albidus* positiv geotaktisch und werden erst bei Verdunkelung negativ geotaktisch, d. h. sie wandern im Dunkeln zur Wasseroberfläche empor.

Für alle jene Planktonten, die in strömendem Wasser leben, also besonders für das Potamoplankton, kämen endlich noch rheotaktische Bewegungen in Betracht, welche die Planktonten veranlassen, gegen den Strom zu schwimmen (positiv rheotaktisch).

Ein eigenartiges Verhalten konstatierte Loeb bei einigen positiv phototaktischen Krebslarven. Sie gingen wohl an die Lichtseite des Gefäßes, in dem sie sich befanden, vermieden aber die Berührung mit der Glaswand.

Wir haben es hier offenbar mit negativ stereotaktischen oder thigmotaktischen, für zartgebaute Planktonten nicht unwichtigen Bewegungen zu tun, durch welche die Berührung mit festen Körpern möglichst vermieden werden soll.

Da Geotaxis, Rheotaxis und Stereo- oder Thigmotaxis in letzter Linie auf einer durch Veränderung der Druckverhältnisse herbeigeführten mechanischen Reizung der lebendigen Substanzen beruhen, können wir sie mit Verworn auch unter dem Sammelbegriff der Barotaxis vereinigen.

Unter Chemotaxis verstehen wir ferner die Erscheinung, daß bewegungsfähige Organismen sich unter dem Einflusse einseitig einwirkender chemischer Reize entweder zu der Reizquelle hin oder von ihr wegbewegen. Sie dürfte namentlich bei den niedersten Planktonten in Betracht kommen und als Trophotaxis speziell beim Aufsuchen der Nahrung wie sonst im Tierreich von Bedeutung sein. Möchten doch einige Autoren geradezu die vertikale Wanderung des Zooplanktons mit den jeweiligen Verlagerungen des pflanzlichen Produktionsoptimums in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Daß auch bei dem Auffinden der Geschlechter taktische Bewegungen in Betracht kommen, wird kaum zu bezweifeln sein; Spürborsten mit Sinneskolben eigner Art, so die Aesthetasken der Copepoden z. B., scheinen der Aufnahme solch spezieller, chemischer Reize zu dienen. G. H. Parker bezeichnet die Männchen der *Labidocera* den Weibchen gegenüber als positiv chemotaktisch und möchte auch die täglichen vertikalen Wanderungen der ersteren aus dieser Chemotaxis erklären.

Nur der Vollständigkeit wegen möge noch die Galvanotaxis, d. i. die Beeinflussung der Bewegungsrichtung eines frei beweglichen

Organismus durch den konstanten elektrischen Strom, angeführt werden. Sie ist für die Organismen offenbar ohne praktische Bedeutung (Pfeffer).

Es wird nicht überflüssig sein, wenn wir uns nun die Frage vorlegen, ob die Einführung des Begriffes der „taktischen Bewegungen" unsere Kenntnis von den periodischen Wanderungen des Planktons tatsächlich zu fördern vermochte oder ob damit einer in ihrem Wesen uns immer noch kaum bekannten Erscheinung nur, wie einige meinen, ein neues, gelehrtes Deckmäntelchen umgehängt worden sei.

Die ältere Schule nahm, wie eingangs erwähnt wurde, eine gewisse Vorliebe oder Abneigung der Planktonten für oder gegen Licht, Wärme u. dgl. an und sprach von Instinkt und Wille, Worte, die alles erklären möchten und eigentlich recht wenig besagen.

Bei den „taktischen Bewegungen" des Planktons aber erkennen wir die Abhängigkeit des Organismus von einem Mechanismus, der im wesentlichen eine Funktion der symmetrischen Struktur und der symmetrischen Verteilung der Reizbarkeit auf der Körperoberfläche der Lebewesen ist. Punkte der Körperoberfläche, welche dem oralen Pole des Körpers näher liegen, haben gewöhnlich eine höhere, resp. andere Reizbarkeit wie Punkte der Körperoberfläche, welche dem aboralen Pole näher liegen.

Treffen nun Kraftlinien, wie z. B. Licht- oder Wärmestrahlen, Schwerkraftlinien u. dgl., die eine Seite des Organismus in größerer Dichte als die andere Seite, so bleibt die Spannung der kontraktilen Elemente auf beiden Seiten des Organismus nicht die gleiche, und ein Drehbestreben muß resultieren, das so lange dauert, bis die Symmetriepunkte auf beiden Seiten des Organismus wieder unter gleichem Winkel von den Kraftlinien getroffen werden (Loeb).

Nun wirken aber gleichzeitig Reize der verschiedensten Art auf die Planktonten ein; wir können uns nach Loeb den Raum, in dem sich das Leben jedes einzelnen Planktonten abspielt, als von Kraftlinien der verschiedensten Art durchzogen vorstellen. Sobald wir imstande sind, den Einfluß jeder einzelnen zahlenmäßig festzustellen, können wir auch, gleichsam als Resultierende eines komplizierten Kräfteparallelogrammes, die taktische Bewegung des Planktonten im voraus bestimmen.

Wir finden ferner, daß einzelne Kräfte, in bestimmter Weise vereint, auf den Planktonten einwirken; so führen positive Phototaxis, mit negativer Geotaxis und positiver Thermotaxis verbunden, wie fürsorgliche Wärter an einem unsichtbaren Gängelbande zahlreiche junge, eben dem Ei entschlüpfte Planktonten den oberen Wasserschichten

und damit dem Licht, der Wärme, der Nahrung zu. Anderen, besonders zarten Organismen wie den Velellen geben vielleicht negative Photo- und Thermotaxis, mit positiver Geotaxis vereint, in ruhigeren, tiefen Wasserschichten Gelegenheit zu ungestörterer, vielleicht von Feinden weniger bedrohter Entwicklung.

Aber mit zunehmendem Alter wird die Reizbarkeit allmählich geschwächt, die taktischen Bewegungen flauen ab, und ist der Natur der obligate Tribut alles Lebendigen in neugeschaffenem Leben entrichtet, dann geht der Planktont, von seinen unsichtbaren Lenkern schnöde verlassen, seinem Ende entgegen. Die Nachkommen aber treten mit den ererbten, in ihrem Körper aufgespeicherten, sensiven Stoffen an seine Stelle, und das Spiel wiederholt sich.

Die taktischen Reizfähigkeiten sind demnach im allgemeinen, um mit Pfeffer zu schließen, in einer zweckentsprechenden Anpassung und Kombination ausgebildet.

Kapitel VI.

Die horizontale Verteilung des Planktons.

1. Der Einfluß des Ufers auf das Limnoplankton.

Zurückgreifend auf die früher schon gegebene Übersicht über die verschiedenen Arten, in denen das gesamte Süßwasserleben (Limnobios) in Erscheinung tritt[1]), werden wir im Anschluß an Forel in einem See folgende drei Regionen zu unterscheiden haben:

1. eine Ufer- oder Vadalregion;
2. eine Tiefen-, Grund- oder Profundalregion;
3. eine limnetische Region[2]), die Region des offenen Wassers, den Tummelplatz des Limnoplanktons.

Wenn wir im Anschluß an Burckhardt die limnetische Region am besten negativ charakterisieren als jene Partie eines Sees, die weder unter dem direkten Einfluß des Ufers noch unter dem der profundalen Region steht, dann drängt sich die Frage auf, ob und in welcher Weise sie sich als Wohnort einer spezialisierten Lebensgemeinschaft von den Bewohnern der vadalen und profundalen Region sondern läßt.

Es ergeben sich da zunächst zwei Möglichkeiten, je nachdem wir als Vadalregion die übergrünte Uferregion mit der darüberliegenden Wassermasse (Forel) oder ohne diese (Schröter, Zacharias) bezeichnen. Im ersten Falle lassen wir die limnetische Region erst eine gewisse Strecke vom Ufer weg gegen die Seemitte hin beginnen, je nach den lokalen Verhältnissen über mehrere Meter tiefem Wasser, im letzteren Falle reicht sie bis an das Ufer heran.

Im allgemeinen werden Seen mit großer Tiefe und weiter Wasserfläche eine schärfere Abgrenzung der Lebensbezirke zulassen als kleinere und namentlich seichtere Wasserbecken. Daß dabei weniger die Größe als vielmehr die Tiefe von ausschlaggebender Bedeutung ist, beweist der Plattensee (Balaton).

Die starke Vertretung sonst mehrminder vadaler Tiere im limnetischen Gebiet hochalpiner Seen fiel schon Imhof auf und spricht

1) s. S. 4.

2) Ein wenig glücklicher Ausdruck, da limnetisch alles bezeichnet, was zu dem See in Beziehung steht (Forel).

für die große Anpassungsfähigkeit und Widerstandskraft der alpinen Vadalfauna, die wegen ihrer polyzyklischen Vermehrung unter den extremen Bedingungen der Hochalpenseen hier offenbar besser zu gedeihen vermag als die vielfach monozyklisch sich vermehrende Planktonfauna in den Seen der Ebene.

Zur Vermischung des Limnoplanktons mit fremden Elementen trägt neben dem Vadal auch die Tiefenregion bei. Im Vierwaldstättersee fing Burckhardt *Cyclops viridis*, daneben *Canthocamptus*, Heliozoen, einmal eine *Piscicola* und einen Jungfisch als Vertreter der profundalen Fauna mit dem Planktonnetz. Als Einwanderer aus der Tiefenregion ist ferner *Difflugia hydrostatica* (Fig. 84 S. 103) zu betrachten, wie denn überhaupt vielen Rhizopoden des Süßwassers das zeitweilige Auftreten von Gasvacuolen im Körper ein Aufsteigen in die limnetische Region ermöglicht.

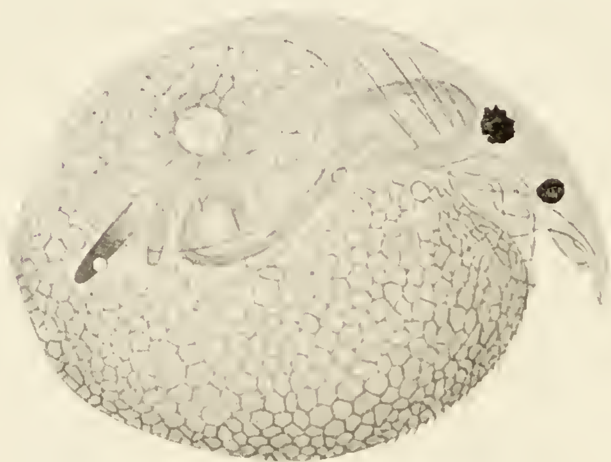


Fig. 183.
Chydorus sphaericus O. F. M.
(Nach Steuer.)

Die Mengenverhältnisse, in denen das Plankton mit Formen des Benthos vermischt ist, werden nach Ort und Zeit erheblichen Schwankungen unterliegen. Im allgemeinen werden wir in der Nähe des Ufers und knapp über dem Grunde die höchsten Zahlen erwarten dürfen. Im Vierwaldstättersee ist nach Burckhardt ein Anwachsen der vadalen Beimischungen in Distanzen von weniger als 100 m vom Ufer unverkennbar, im übrigen aber nie beträchtlich.

Einige Organismen, die in großen Seen ausschließlich der Vadalregion angehören, werden in einigen seichteren Becken mitten unter den Planktonten angetroffen. Ein bekanntes Beispiel hierfür ist eine Cladocere, *Chydorus sphaericus* (Fig. 183), und man hat daher die Ansicht geäußert, daß sich dieser Krebs gewissermaßen unter unsern Augen an das limnetische Leben anpasse; ähnlich verhält sich *Alonella nana*.

Wenn wir alle diese Momente berücksichtigen, wird uns die Schwierigkeit einer scharfen Abgrenzung planktonischer und benthonischer Lebensbezirke ohne weiteres verständlich.

Wir unterscheiden unter den Bewohnern der limnetischen Region:

1. Echt oder aktiv oder eulimnetische Planktonten, das sind solche, welche sich zeitlebens im freien Wasser aufhalten, also dort ihre Lebensbedingungen finden und dort sich auch fortpflanzen.

2. Passiv limnetische sind (nach Apstein) solche Formen, die an limnetischen Organismen festsitzend im freien Wasser ihr

Leben verbringen, ohne ihren Träger aber zumeist nicht lange der limnetischen Fauna und Flora angehören würden; man hat sie wohl auch epiplanktonisch genannt.

3. Als zufällig limnetische oder tycholimnetische (nach Pavesi) Planktonten werden wir solche Formen bezeichnen, die nur durch ungünstige Umstände (Wind, Strömung) in die limnetische Region verschlagen sind; sie bilden z. B. bisweilen die Hauptmasse des Fluß- oder Potamoplanktons.

4. Die hemi-, auch mero- oder periodisch limnetischen Organismen verbringen infolge ihres Entwicklungsganges nur einen Teil ihres Lebens in der limnetischen Region, den anderen im Benthos (*Dreyssensia*, Fig. 120 S. 119, das Rotator *Melicerta ringens* u. a.) oder gar im Geobios (Corethralarve). Hier schließen sich wohl auch die bathylimnetischen Organismen Kirchners an, welche neben ihrem planktonischen Verhalten ein häufiges Vorkommen im litoralen Benthos zeigen.

5. Pseudolimnetisch wollen wir alle Vorkommnisse des freien Wassers nennen, die mit dem eigentlichen Plankton wohl nichts zu tun haben (Detritus, Insektenleichen usw.), aber immerhin, wie wir später noch sehen werden, beim Studium der limnetischen Region berücksichtigt zu werden verdienen und zuweilen, gerade für die Praxis, von nicht zu unterschätzender Bedeutung sind. („Luftnahrung" der Fische!)

2. Helo- und Potamoplankton.

Mit dem Worte Heleoplankton bezeichnet Zacharias zum Unterschiede von dem Seen- oder Limnoplankton die Gesamtheit der freischwebenden Tier- und Pflanzenformen ganz flacher Wasserbecken, insbesondere diejenige unserer Fisch- und Zierteiche.

Einer Charakterisierung des „Heleoplankton" werden wir füglich eine Definierung des Begriffes „See" vorausschicken müssen.

Forel bezeichnet als See im weiteren Sinne „eine allseitig geschlossene, in einer Vertiefung des Bodens befindliche, mit dem Meere nicht in direkter Kommunikation stehende stagnierende Wassermasse." Da bei dieser Definition die Größenverhältnisse keine Rolle spielen, ist auch jeder Wassertümpel „ein See im kleinen und als solcher der Schauplatz limnologischer Erscheinungen im verkleinerten Umfang."

Ebensowenig werden wir auch das Limnoplankton vom Heloplankton scharf zu trennen vermögen. Die reichen Phanerogamenbestände, die gerade in kleinen Wasseransammlungen zur üppigsten

Entfaltung kommen können, werden eine stärkere Vermischung des Planktons mit vadalen Formen erwarten lassen; daraus läßt sich wiederum auf eine Ähnlichkeit des Heloplanktons mit dem Uferplankton gewisser Seen schließen.

Tatsächlich zeigt das Heloplankton, verglichen mit dem Plankton großer Seen, eine nicht unbeträchtliche Anzahl solcher Formen, die wir früher als „tycholimnetisch" bezeichneten. Ihre Zahl würde ohne Zweifel noch größer sein, wenn man alle jene Formen dazurechnen würde, die nur zur Nachtzeit ins freie Wasser ausschwärmen und am Morgen wieder zur benthonischen Lebensweise zurückkehren.

Eine hervorragende Rolle spielen im Heloplankton unter den Cladoceren die Ceriodaphnien (Fig. 184g), Arten der Gattungen *Bosmina*, *Acroperus*, *Linceus* (*Alona*), *Alonella* (*Pleuroxus*) und *Chydorus* (Fig. 183, S. 212), unter den Copepoden einige vadale *Cyclops*-Arten sowie *Diaptomus vulgaris* (Fig. 184f.), und selbst ein Muschelkrebs, *Cyclocypris laevis*, tritt, wie es scheint, in kleineren Gewässern bisweilen planktonisch auf.

Wie zuerst Zacharias zeigen konnte, beherbergen unsere Teiche und Tümpel Planktonspezies, die in den großen Seen entweder gar nicht oder doch nur sporadisch vorkommen. Dies gilt namentlich von gewissen Mikrophyten, die den Familien der Protococcaceen (Fig. 184b) und Desmidiaceen (Fig. 184a) angehören. „Diese Arten dürften ihre Urheimat in den flachen Gewässern selbst haben, da sie noch gegenwärtig auf dieselben beschränkt sind „und nur dort die günstigsten Existenzbedingungen zu finden scheinen." Zacharias möchte es sogar als ein charakteristisches Merkmal des Heloplanktons bezeichnen, daß der pflanzliche Bestand desselben weit weniger von limnetischen Bacillariaceen, als vielmehr von Repräsentanten der obengenannten Algenfamilien gebildet wird. Der Grund hierfür ist wohl in dem größeren Reichtum des Teichwassers an gelösten oder suspendierten humösen Substanzen zu suchen.

Das Teich- und Tümpelplankton unterscheidet sich also namentlich durch seine größere Mannigfaltigkeit an Mikrophyten vom Seenplankton. Während ferner die Schizophyceen hier wie dort in gleichen Arten vertreten sind, fällt im Heloplankton noch besonders die reiche Beteiligung gewisser Rotatorien aus den Gattungen *Brachionus* (Fig. 184e), *Schizocerca* und *Pedalion* auf.

Auf den spezifischen Charakter des Crustaceenplanktons der Teiche haben wir bereits hingewiesen.

Schließlich zeichnet sich das Heloplankton auch noch dadurch aus, daß mehrere zur Schwebefauna der Seen gehörige Arten von

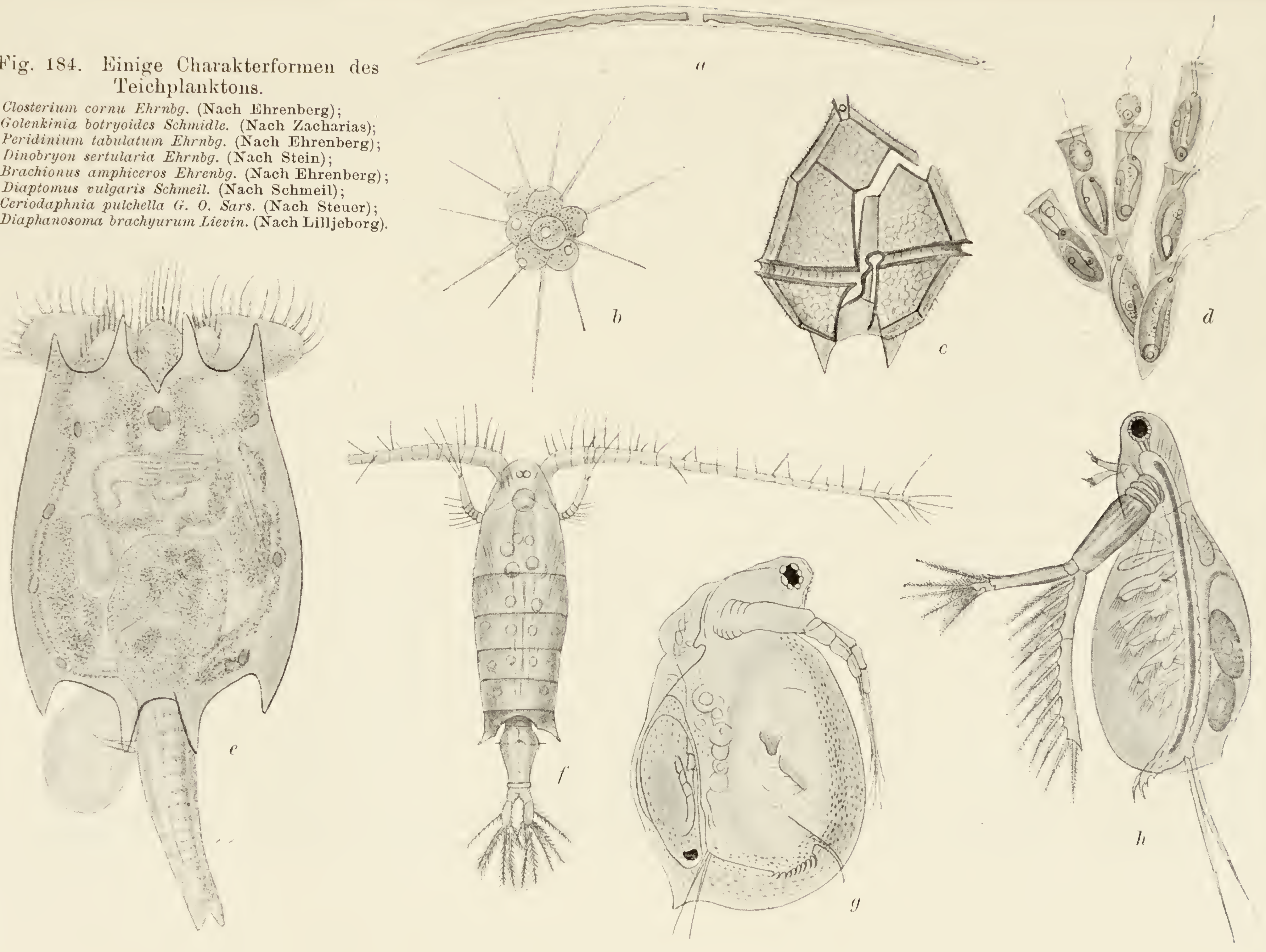


Fig. 184. Einige Charakterformen des Teichplanktons.

a Closterium cornu Ehrnbg. (Nach Ehrenberg);
b Golenkinia botryoides Schmidle. (Nach Zacharias);
c Peridinium tabulatum Ehrnbg. (Nach Ehrenberg);
d Dinobryon sertularia Ehrnbg. (Nach Stein);
e Brachionus amphiceros Ehrenbg. (Nach Ehrenberg);
f Diaptomus vulgaris Schmeil. (Nach Schmeil);
g Ceriodaphnia pulchella G. O. Sars. (Nach Steuer);
h Diaphanosoma brachyurum Lievin. (Nach Lilljeborg).

Glenodinium, Staurophrya (Fig. 185), *Bythotrephes* (Fig. 103, S. 112) u. a. ihm fast vollständig zu fehlen scheinen.

Daß dem Heloplankton der Fischteiche eine eminente praktische Bedeutung als Nahrung der Jungfische zukommt, mag an dieser Stelle nur angedeutet werden.

Gerade für die experimentelle Planktonforschung sind unsere Fischteiche ein ergiebiges Feld. Der Einfluß von verschiedenen Dung- und Futtermitteln auf die Zusammensetzung und Entwicklung des Planktons, die Bedeutung der periodischen Trockenlegung und Abfischung für die Produktionskraft des Planktons u. v. a. Fragen lassen sich hier am besten studieren.

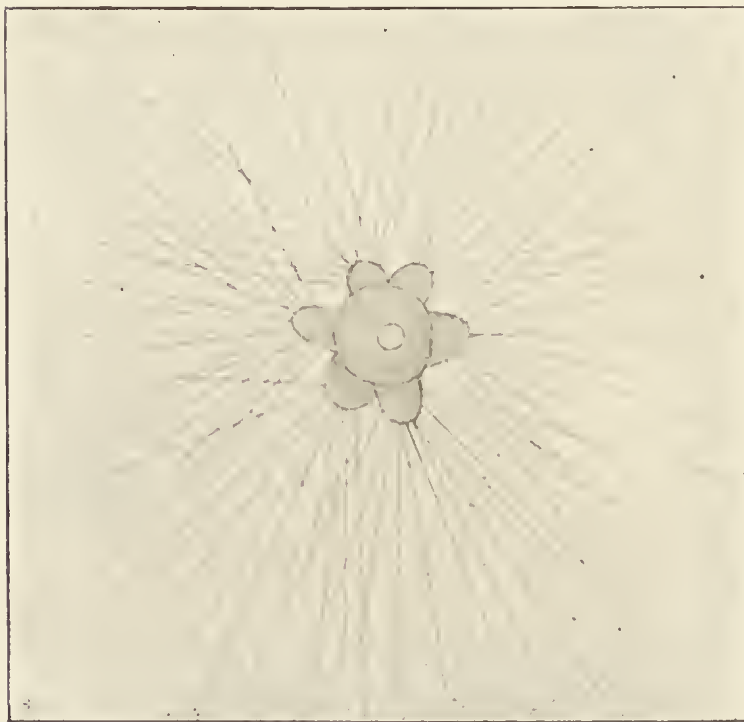


Fig. 185. *Staurophrya elegans Zach.* (Nach Zacharias.)

An eben erst angelegten Zierteichen läßt sich auch gut die allmähliche Entfaltung des Planktons beobachten. Zacharias untersuchte im Sommer 1897 zwei solcher Kulturteiche in Leipzig, die kurz vorher mit Flußwasser (aus der Pleiße) angefüllt worden waren, und fand darin eine reiche Schwebewelt vor. Diese Beobachtung führte zu systematischen Planktonuntersuchungen des fließenden Wassers, worüber damals erst vereinzelte Beobachtungen von Lauterborn, Schütt, Schröder u. a. vorlagen, während heute bereits der Erforschung des Fluß- oder Potamoplanktons eine stattliche Zahl z. T. recht umfangreicher Veröffentlichungen gewidmet ist.

Dem geübten Planktonforscher wird es in vielen Fällen nicht schwer fallen, bei der Untersuchung einer Süßwasserplanktonprobe festzustellen, ob dieselbe aus einem Fluß oder Teich stammt.

Im allgemeinen werden wir das Heloplankton als Tierplankton, das Potamoplankton als Pflanzenplankton anzusprechen haben.

Daß dieser von Zimmer aufgestellte Satz aber nicht ohne Ausnahme ist, beweist z. B. das Plankton zweier russischer Flüsse. Nach Zernow ist das Plankton der Wjatka Pflanzenplankton, das der Schoschna, die sich in die Wjatka ergießt, aber hauptsächlich Tierplankton.

Wir werden daher vielleicht besser wie folgt zu unterscheiden haben: Flußplankton ist namentlich zur Zeit des Produktionsmaximums Bacillariaceenplankton, während im Heloplankton, wie wir hörten, Protococcaceen und Desmidiaceen unter den pflanzlichen Komponenten tonangebend sind (Schröder). Unter den Planktozoën sind im Teichplankton die Kruster, im Flußplankton aber die Rotatorien vielfach vorherrschend (Zimmer).

Wir werden nach dem Gesagten das Potamoplankton als eine biologische Gruppe oder Biocoenose von Schwebewesen definieren, die im fließenden Wasser lebt und vorzüglich durch Bacillariaceen (*Asterionella, Melosira, Synedra, Fragilaria, Stephanodiscus*) und Rotatorien (*Asplanchna, Brachionus, Anuraea, Gastropus, Polyarthra, Synchaeta*) repräsentiert wird.

Ein weiterer, nicht unwichtiger Unterschied des Potamoplanktons gegenüber dem Heloplankton ist seine Armut sowohl in quantitativer als auch zumeist in qualitativer Hinsicht, seine meist reichliche Mischung mit Fremdkörpern, Sand, Steinchen, kurz Detritus aller Art. Das Elbeplankton wird z. B. hauptsächlich verunreinigt durch 1. fein zerteilten Ton, 2. Sand, 3. organischen Detritus (Volk).

Im Anschluß an Zimmer und Schröder können wir etwa folgende Gruppen von Potamoplanktonten unterscheiden:

1. Eupotamische Planktonorganismen: das sind diejenigen, die sowohl im fließenden Wasser des Flusses als auch im stehenden der Teiche, Uferbuchten und Altwässer zusagende Lebensbedingungen finden, die sich im einen wie im andern vermehren. Die hierher gehörigen Organismen sind die hauptsächlichsten Bestandteile des Potamoplanktons (z. B. die Hauptmasse der Rotatorien).

2. Tychopotamische Planktonten, das sind solche, welche nur im stehenden Wasser alle Lebensbedingungen finden, und, wenn sie in fließendes Wasser kommen, zwar weiter leben, jedoch sich nicht vermehren, die also stets nur zufällig ins Potamoplankton geraten. Bei normalem Wasserstande nur in vereinzelten fortgerissenen Exemplaren vorhanden, beteiligen sie sich nur bei Hochwasser zahlreicher an der Zusammensetzung des Flußplanktons. In diese Gruppe gehören nach Zimmer die meisten Crustaceen.

3. Benthopotamische Planktonten, das sind die mit der Strömung emporgerissenen Grundformen. Unter den Pflanzen wären die zahlreichen vom Grunde emporgewirbelten Diatomeen hier einzureihen.

4. Pseudopotamische Planktonten (= Pseudoplankton) haben zwar mit der Plankton-Fauna und -Flora nichts zu tun, sind aber als

Indikatoren für Wasserverschmutzung oft von großer praktischer Bedeutung. Textilfasern, Stärkekörner, Muskelfasern, kurz Detritus aller Art würde hier einzureihen sein.

5. Autopotamische Planktonten, das sind solche Planktonorganismen, die augenscheinlich einem Leben im fließenden Wasser angepaßt sind.

Schröder glaubte zwei im Potamoplankton endogene Algen gefunden zu haben, nämlich *Actinastrum hantzschi* Lagerh. var. *fluviatile* Schröder (Fig. 186) und *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrb. var. *actinastroides* Lemmermann, und machte darauf aufmerksam, daß diese Formen nach dem gleichen morphologischen Typus, dem Sterntypus, gebaut sind. Indessen fand später Lemmermann beide Arten nicht nur in Flüssen, sondern auch in Teichen und Seen wieder, so daß sie kaum als „autopotamisch" weiter gelten können. Derselbe Autor glaubte auch in der schwächeren oder stärkeren Krümmung der *Melosira*-Fäden eine Anpassung an die größere oder geringere Wasserbewegung zu erblicken. Nach neueren Untersuchungen scheint es aber, „daß auch wohl noch andere bislang unbekannte Faktoren in Rechnung zu ziehen sind". Autopotamische Zooplanktonten sind aber überhaupt noch nicht namhaft gemacht worden. Es wäre aber immerhin möglich, daß sich die eigentümliche Cladocerengattung *Bosminopsis* (= *Bosminella*, Fig. 187) als autopotamisch erweist, da sie bisher fast[1]) nur in Flüssen gefunden wurde, und zwar in Europa im Wolgagebiet und in Südamerika im La Plata, Paraguay und Amazonas. Ähnliches gilt für einige Süßwasserquallen.



Fig. 186. *Actinastum hantzschi var. fluviatile Schröder.* (Nach Schröder.)

Wichtig für die Entfaltung des Potamoplanktons in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht sind vor allem folgende Momente:

1. Die Entstehungsweise des Flusses. Es werden z.B. Flüsse, die wie die Newa als mächtiger Strom einem See entspringen, von diesem auch zugleich ein charakteristisches Plankton mit auf den Weg bekommen.

2. Die Stromgeschwindigkeit, die, wie wir bereits früher (S. 60) erwähnten, dem Planktongehalt verkehrt proportional ist (Schröders Gesetz).

3. Die Flußlänge. Je länger ein Fluß ist, desto mehr ist seinen aus dem Quellgebiete, den Zuflüssen, toten Armen und stillen

1) In Japan wurde sie kürzlich auch in nicht fließendem Wasser gefunden.

Buchten stammenden Planktonorganismen zur Entwicklung Gelegenheit gegeben.

4. Die Anzahl, Entstehung und der Wasserreichtum der Nebenflüsse. Im allgemeinen wird das Plankton des Hauptflusses durch die Nebenflüsse „verdünnt", so wie es im Verlauf seiner Reise durch das Plankton etwaiger Altwässer „verdickt" wird.

5. Die Anzahl und Ausdehnung der Altwässer und Häfen. Das Plankton zeigt in ihnen, z. B. nach Schorlers Untersuchungen an der Elbe bei Dresden, zeitweilig eine so riesige Massenentfaltung, daß

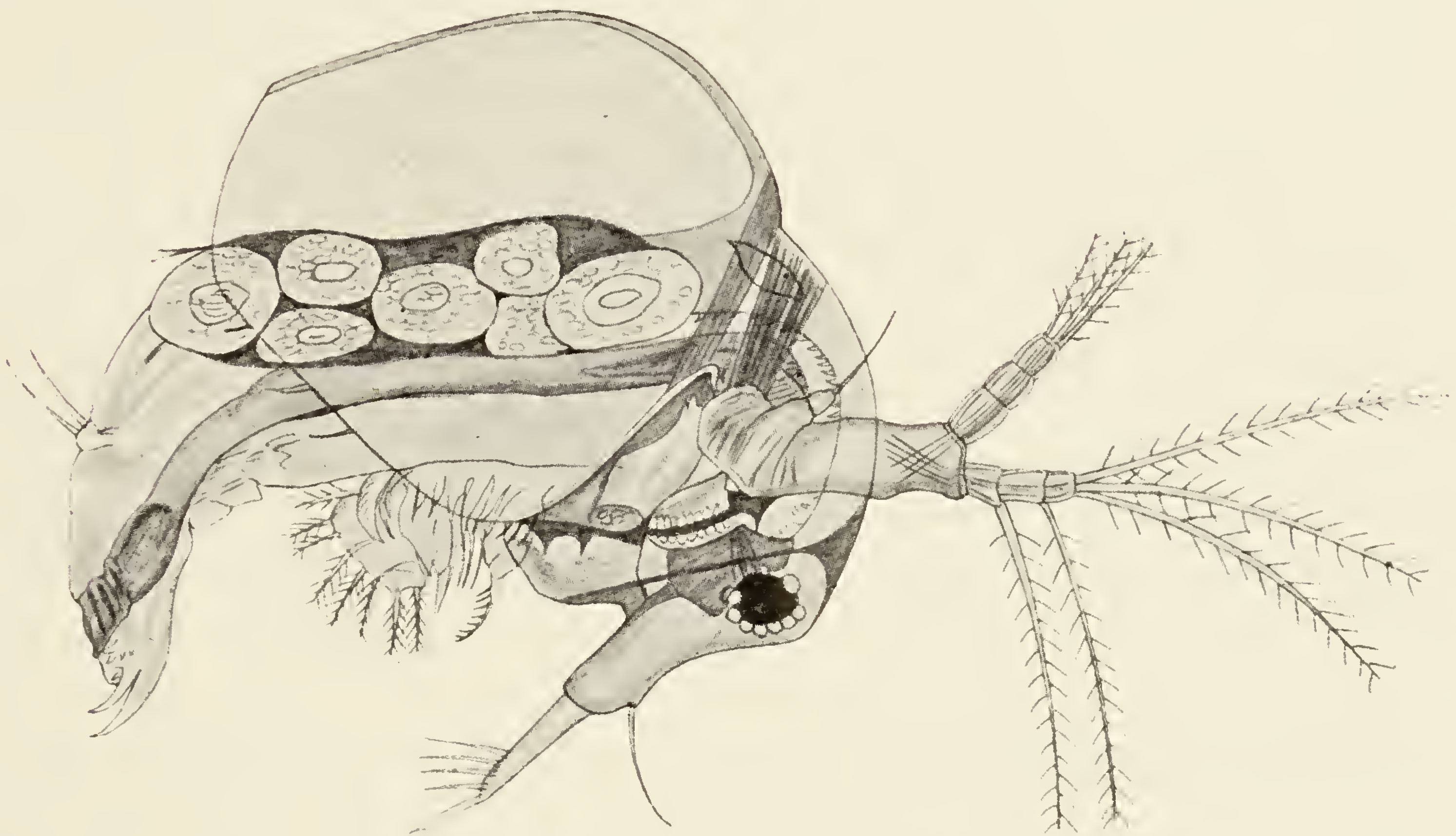


Fig. 187. *Bosminopsis zernowi Linko* ♀. (Nach Meißner.)

selbst nahrungsreiche und ertragsfähige Teiche mit ihnen nicht konkurrieren können.

6. Der jeweilige Wasserstand des Flusses. Bei normalem Wasserstande kommen nach Zimmer in einem Flußlaufe eine bestimmte Reihe von Formen in gewissem Mengenverhältnisse vor. Beginnt nun das Wasser zu steigen, so vermindert sich die Anzahl der meisten dieser Formen. Zugleich aber erscheinen andere aus den Uferbuchten zugeschwemmte Arten, die bei normalem Wasserstande nicht oder doch nur in sehr geringer Zahl vorhanden waren. Auch diese verschwinden dann bei höher steigendem Wasser wieder, so daß bei Hochwasser meist so gut wie gar kein Plankton im Flusse mehr enthalten ist.

7. Der Wechsel der Jahreszeiten und im Zusammenhang damit Änderungen der Temperatur und Lichtintensität.

Bedeutende unter dem Einfluß der verschiedenartig sich kombinierenden äußeren Bedingungen stehende Abweichungen vom allgemeinen quantitativen Planktonzyklus konnte Kofoid an dem durch fünf Jahre beobachteten Plankton des Illinois River feststellen.

Wechselnde Temperatur und Beleuchtung haben auf diese Schwankungen offenbar einen erheblichen Einfluß. Jedenfalls fallen Minimalproduktion regelmäßig mit Minimaltemperatur zusammen. Im Frühjahr gehen aufsteigende Temperatur- und Planktonkurve parallel, weniger einheitlich ist der Abfall der Planktonproduktion gegen den Winter zu an das Absinken der Temperatur gebunden. Immerhin vermag ein schöner warmer Herbst den Niedergang des Planktons zu verzögern, wie ein frühes Frühjahr den Aufschwung des Potamoplanktons zu beschleunigen vermag.

Auch der Lichteinfluß ist deutlich wahrnehmbar, indem die Monate mit stärkerer Belichtung und weniger trüben Tagen 1,6—7 mal mehr Plankton hervorbringen, als die dunklere Jahreshälfte und Zeiten abnormer Dunkelheit mit einem Rückgang der Planktonproduktion zusammenfallen.

8. Reinheit des Wassers. Mehr als in Seen und Teichen wird das gesamte Leben und damit auch das Plankton der Flüsse in seiner Entwicklung durch Verunreinigung des Wassers beeinflußt. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß eine Verunreinigung des Wassers nicht jederzeit und notwendigerweise eine Verarmung des Planktons zur Folge haben muß. So kann durch reichliche Zufuhr gelöster N-haltiger Substanzen zuweilen geradezu eine Massenentwicklung von Cyanophyceen und Chlorophyceen hervorgerufen werden. Den Planktonreichtum eines der Rheinau-Häfen möchte Lauterborn darauf zurückführen, „daß dem Hafen von den hier verkehrenden zahlreichen Schiffen aus eine leichte »Düngung« durch Fäkalien zuteil wird, die ja, wie wir von unseren mit Jauche gedüngten Karpfenteichen her wissen, die Entwicklung der Mikroflora und damit der Mikrofauna zu fördern imstande sind“.

Die viel geringere Planktonquantität des zweiten Rheinau-Hafens erklärt derselbe Biologe damit, daß in ihn das Abwasser aus dem „Klärbecken“ einer chemischen Fabrik mündet. In dem Klärbassin selbst konnte überhaupt kein Plankton nachgewiesen werden.

Bei der Untersuchung verschmutzter Flußläufe, die bisher fast ausnahmslos von Chemikern und Bakteriologen vorgenommen worden waren, darf heute der Biologe nicht fehlen; er wird bei einer „biologischen Wasseranalyse“ neben den Benthosformen auch das Potamoplankton zu beachten haben; namentlich das „pseudopotamische

Plankton" kann uns da über den Ursprung der Verunreinigung Aufschluß geben.

Besondere Bedeutung kommt jenen Planktonten zu, die als „Leitformen" der Wasserverunreinigung neben mehreren Bodenformen in Frage kommen. *Volvox globator*, *Triarthra longiseta* und *Brachionus* z. B. kommen häufig genug in vollkommen reinen Seen vor. Wo aber städtische Abwässer u. dgl. in einen Fluß geleitet werden, pflegen sie sich oft massenhaft zu vermehren, und man kann dann beim Auftreten von *Brachionus*-Schwärmen mit Sicherheit auf eine organische Verunreinigung schließen. Besonders ist das der Fall, wenn sie mit anderen, für Wasser mit organischen Verunreinigungen typischen Organismen (*Euglena viridis*) vergesellschaftet auftreten.[1]) Auch *Rotifer vulgaris*, ein typischer Schlamm- und Uferbewohner, ist, wenn er massenhaft planktonisch auftritt, ein untrügliches Zeichen einer ziemlich starken organischen Verunreinigung.

Eine große Aufgabe fällt dem Potamoplankton bei der Selbstreinigung der Flüsse zu. Das Plankton der Havel ist z. B. nach Marsson im Sommer so reichlich (Wasserblüte), daß ein jeder 2 m lange Zug mit einem kleinen Netz aus Seidengaze mehrere ccm zutage fördert. „Durch diesen großen Reichtum an Planktonten aller Art vermag die breite Havel die ihr selbst und die ihr aus der Spree zugeführten Schmutzstoffe leicht zu verdauen."

3. Das Plankton der Salzseen und das Brackwasser-(Hyphalmyro-) Plankton.

Das Plankton der Salzseen setzt sich aus folgenden Elementen zusammen:

1. Aus reinen Süßwasserplanktonten, die auch in salzigem Wasser zu leben vermögen; viele unter ihnen sind Kosmopoliten und geben schon durch ihre universelle Verbreitung einen Beweis für ihre hochgradige Anpassungsfähigkeit. In nicht wenigen Seen hat das Plankton vollkommen den Charakter eines Süßwasserplanktons.

2. Ein bald größerer, bald kleinerer Bruchteil des Planktons besteht aus eigentlichen Salzseeformen, d. s. solche Planktonten, die bisher wenigstens weder im Süßwasser noch im Meere beobachtet

---

1) Noch fast nichts wissen wir über Leitformen verschmutzten Meerwassers; nach meinen Planktonuntersuchungen im Canale grande in Triest möchte ich eine Verwandte von *Euglena*, *Eutreptia lanowi* (Fig. 24 S. 51), die bezeichnenderweise dort ebenfalls in Massen in Gesellschaft von vielen Rädertieren auftrat (*Synchaeta*), für eine Leitform marinen Schmutzwassers halten.

wurden. In den meisten Fällen läßt sich unschwer die Stammform aus dem Süßwasser auffinden, aus der die Salzseeform hervorging.

3. Das Übertreten rein mariner Formen in nicht süße Binnengewässer wird von manchen Autoren angezweifelt.

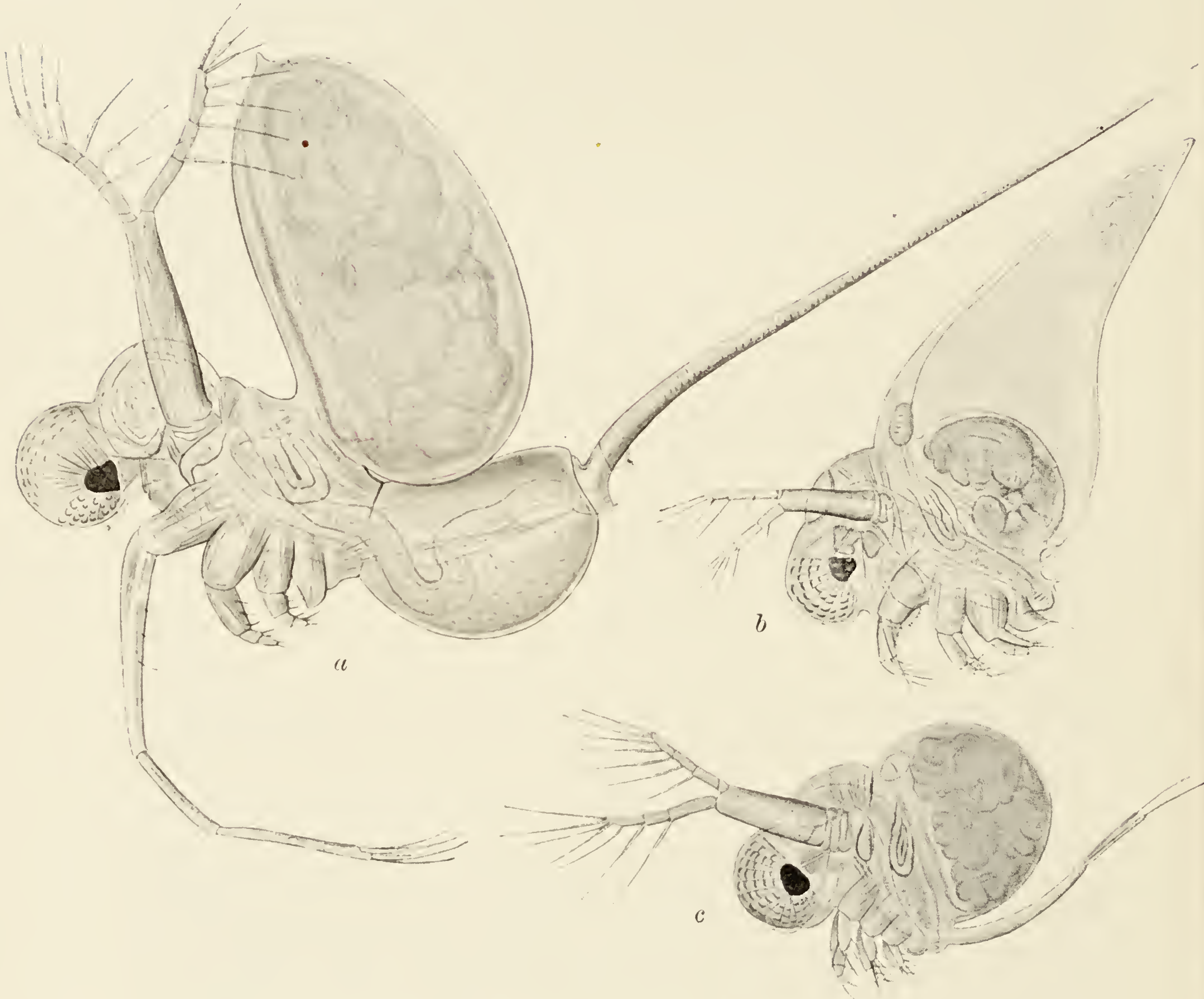


Fig. 188. *Planktoncladoceren aus dem Kaspisee.* (Nach G. O. Sars.)
a Cercopagis robusta Sars; b Evadne producta Sars; c Polyphemus exiguus Sars.

Es ist jedenfalls nicht zu leugnen, daß die Organismenwelt vieler salzhaltiger Binnengewässer, wie z. B. die der Siebenbürger Kochsalztümpel „merkwürdige Anklänge an die Meeresfauna darbietet" (Daday).

Sehr charakteristisch sind die Planktonverhältnisse in den großen, salzigen Binnenseen.

Wie aus den Untersuchungen des Kaspi- und Aralsees hervorgeht, muß das Phytoplankton derselben als ein marines (bzw. Brackwasser-)Plankton bezeichnet werden, das dem der Ostsee am meisten ähnelt, dabei aber eine erhebliche Anzahl endemischer Formen aufweist.

Das Zooplankton stellt eine Mischung von Meer- und Süßwasserelementen dar (Fig. 188).

Das Vorkommen echt mariner Planktonten ist durchaus nicht auf die Salzseen beschränkt; sie finden sich auch in Landseen mit nur noch schwach salzigem und endlich auch in solchen mit vollkommen süßem Wasser. Wir wählen als Beispiel aus der Gruppe der „zeitweiligen Endseen" den Plattensee in Ungarn und den afrikanischen Tanganjikasee. Zum Plankton des ersteren gehört die halophile Gattung *Gonyaulax* (n. Entz), und im Tanganjikasee entdeckte Böhm gar eine kraspedote Meduse, *Limnocnida tanganjicae* (Fig. 189).



Fig. 189. *Limnocnida tanganjicae (Böhm).* (Nach Browne.)

Sie wurde später auch im Victoria-Nyansa und von Browne im Nigerfluß aufgefunden. Eine weitere Süßwassermeduse, *Limnocodium kawaii* (Fig. 190), wurde von Oka aus dem Jang tse Kiang beschrieben.



Fig. 190. *Limnocodium kawaii Oka.* (Nach Oka.)

An dieser Stelle mögen nur noch kurz die interessanten Veränderungen besprochen werden, die das Plankton erfährt, wenn auf künstlichem Wege, durch Kanalbauten, eine Vermischung von Hali- und Limnoplankton herbeigeführt wird.

Als erstes Beispiel wählen wir das Plankton des Suezkanales (Fig. 191). Die erheblichen Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung und Temperatur des Kanalwassers werden nur wenigen Planktonten des Mittelmeeres und des Roten Meeres „freie Fahrt" bewilligen. Schon im Golf von Suez macht sich die Verarmung des

Planktons der Hochsee gegenüber bemerkbar. Für die Bitterseen konnte Giesbrecht zwar ungefähr dieselben Planktoncopepoden nachweisen wie bei Suez, doch erschien der Fang noch individuenärmer; für die Armut des Kanalplanktons spricht auch der Umstand, daß in ihm kein Meerleuchten beobachtet wird. Keller hatte diesbezüglich speziell den Timsahsee genauer untersucht, dessen Oberfläche sich tagsüber als äußerst planktonarm erwies; nachts konnte er keine Spur von Leuchtorganismen nachweisen, während Meerleuchten zur gleichen Jahreszeit sowohl im Mittelmeer wie im Roten Meer deutlich zu beobachten war.[1])

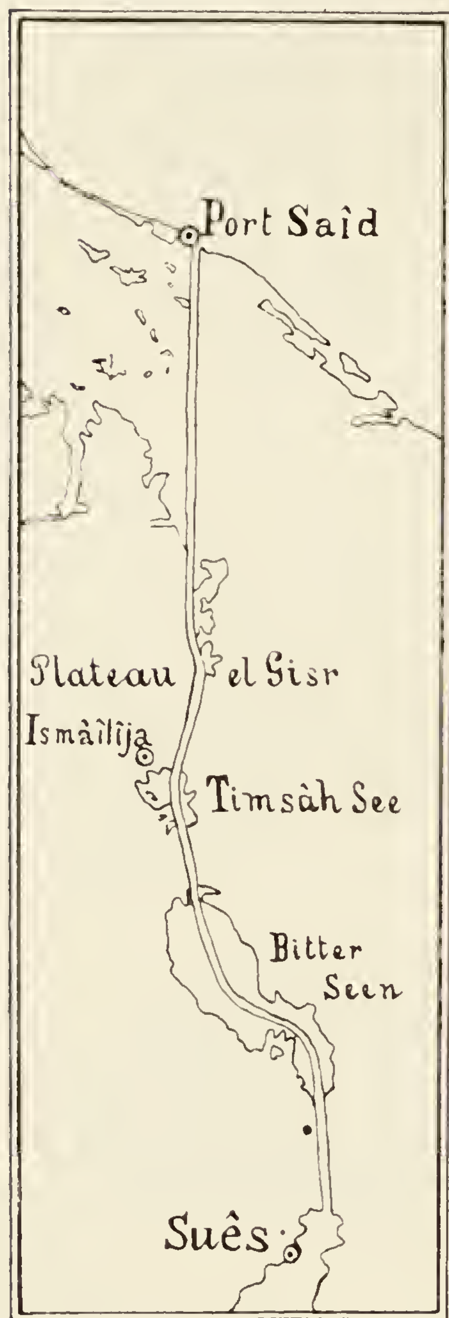


Fig. 191. Kartenskizze des Suez-Kanales.

Immerhin beweisen die Untersuchungen Giesbrechts, daß eupelagische Copepoden wenigstens einen Teil des Kanales unbeschadet durchschwimmen können.

Ferner wurden schon im Jahre 1886 von Keller im obenerwähnten Timsahsee bei Ismailija als auch im Kanal selbst Medusen beobachtet, und zwar neben einer *Rhizostoma* die interessante *Cassiopea andromeda*, die ihre Schwimmfähigkeit eingebüßt zu haben scheint und daher mit der Exumbrella sich auf dem Boden zu verankern pflegt.

Ob und in welchem Ausmaße ein Austausch des Planktons der beiden Meere durch den Suezkanal stattfindet, ist nach den bisherigen Untersuchungen noch nicht zu entscheiden. Wahrscheinlich ist aber, daß die Belebung der Bitterseen mit an ein salzhaltigeres Medium gewöhnten, erythraeischen Einwanderern leichter stattfindet als mit mediterranen Planktonten.

Gegenwärtig befindet sich nach Krukenberg die Demarkationslinie zwischen beiden Faunen am höchst gelegenen Teile des Kanalverlaufes, bei dem Plateau el Gisr.

Über die Planktonverhältnisse des im Juni 1895 eröffneten Kaiser-Wilhelm-Kanales (Fig. 192), der die Ostsee (Holtenauer Schleuse in der

1) Cleve konnte allerdings im Plankton der Bitterseen neben einigen Copepodenarten auch zwei Peridineen nachweisen. Von ihnen oder verwandten Formen wird vielleicht das schwache Meerleuchten herrühren, das nach der Angabe der Fischer doch zuweilen nach besonders heißen Sommertagen im Kanal zu beobachten ist.

Kieler Bucht) mit der Nordsee (Brunsbüttler Schleuse an der Elbe-Mündung) verbindet, liegen einige Angaben von Brandt vor, der im Herbst 1895 bereits ein Vordringen mariner Tiere in den Kanal konstatieren konnte. Bis zum Frühjahr 1895 war, abgesehen von den beiden Enden, in dem ganzen Kanal nur Süßwasser vorhanden. Der rasche Zufluß des Seewassers scheint die Süßwasserfauna fast vollständig vernichtet zu haben. Außer zwei Insektenlarven konnten im ganzen Kanal keine Süßwassertiere gefunden werden. Die Süßwasser-

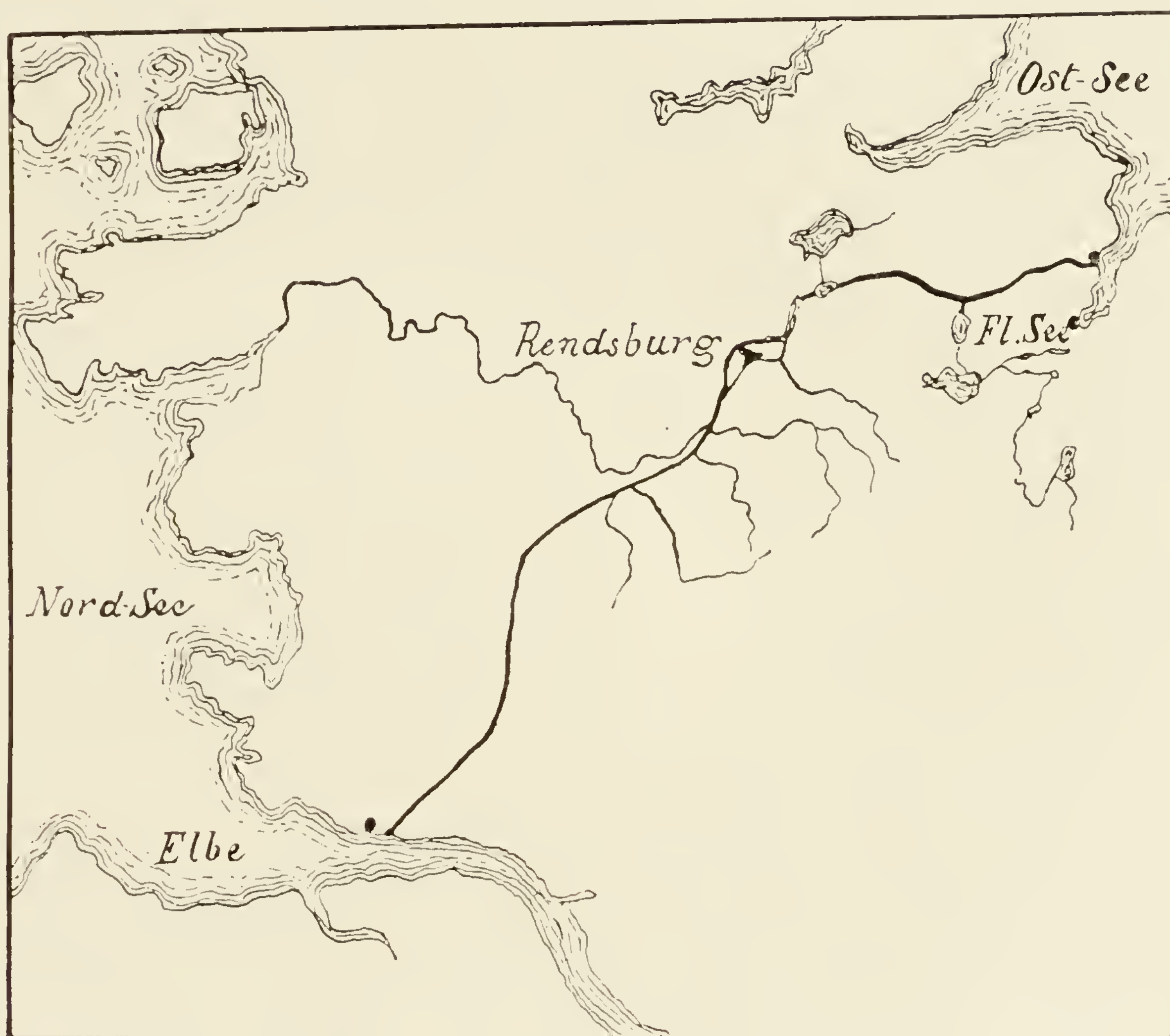


Fig. 192. Kartenskizze des Kaiser-Wilhelm-Kanales. (Nach Brandt.)

fische, die in den Seen bis Rendsburg, sowie im Andorfer- und Schirnauersee gelebt hatten, wurden von August bis September 1895 an in großen Mengen tot an der Oberfläche treibend angetroffen. Sonderbarerweise konnte auch von der *Dreyssensia*, die ja erst um 1825 aus dem Schwarzen Meere ins Süßwasser eingewandert ist, im Flemhuder-See kein lebendes Exemplar mehr gefunden werden; nur leere Schalen waren in großer Menge vorhanden. Auch in den anderen Seen des Kanalgebietes scheint die Süßwasserfauna und -flora vollkommen vernichtet und durch Ansiedlung von Brack- und Seewasserformen ersetzt zu sein.

Von den vorrückenden Haliplanktonten fand Brandt schon im Sommer des Eröffnungsjahres die beiden Quallen der Kieler Bucht, *Aurelia*

und *Cyanea*, im östlichen Kanalteil; sie werden aber vermutlich auch schon im westlichen Teil des Kanales um diese Zeit vorgekommen sein. Dort wurde auch der gemeine Brackwasserschizopode, *Mysis vulgaris*, in Planktonfängen konstatiert. Im übrigen ist das Plankton in allen im Kanal ausgeführten Fängen quantitativ viel ärmer als in der Kieler Bucht. Aus den Abflüssen der Moore und Seen wird mit dem Süßwasser auch eine Menge von Planktonorganismen des süßen Wassers in den Kanal eingeführt. Nach dem Planktonvolumen zu urteilen, scheinen sie zum allergrößten Teile im Kanal alsbald abzusterben. Ebenso werden aber auch im westlichen Teil des Kanales wegen des stark herabgesetzten Salzgehaltes die meisten Planktonorganismen, die aus der Kieler Bucht dorthin geführt sind, zugrunde gehen und im allgemeinen nur solche Arten am Leben bleiben, die auch in der östlichen Ostsee vorkommen. Daß aber auch gleich am Anfang des Kanales sich viel weniger Plankton findet als in der Kieler Bucht, wird weniger am Salzgehalt liegen, sondern vor allem daran, daß die Kanalufer nur eine geringe Entfernung aufweisen (58 m) und außerordentlich dicht mit Planktonzehrern, namentlich Miesmuscheln, besetzt sind, während in der Kieler Bucht der Verbrauch an Planktonorganismen weit geringer ist (Brandt).

Die besten Lokalitäten zum Studium des Hyphalmyroplanktons sind die brackigen Deltas und Ästuarien großer Flüsse und Ströme. Obwohl sich im Mündungstrichter der Gezeitenflüsse das Meerwasser bei Flut wie ein Keil unter das Flußwasser schiebt, mischt sich doch Salz- und Süßwasser, und in den Ästuarien herrscht Brackwasser (Penck). Der Fluß auf der einen, die Flut auf der anderen Seite führen dem Mündungstrichter beständig Sinkstoffe zu, die sich hier absetzen und oft beträchtliche, bei Ebbe trocken liegende Ablagerungen bilden (Watten): sie sind der Friedhof vieler Planktonten, denn zugleich mit den anorganischen Sinkstoffen werden hier auch die Leichen aller jener Planktonten deponiert, die den raschen Übergang aus dem Süßwasser ins Meerwasser nicht zu überstehen vermögen. Daneben zeigen aber auch die oft reichlichen Gehäuse planktonischer Foraminiferen, Radiolarien und Diatomeen, die in diesen Watten eingebettet liegen, daß auch zahlreiche Haliplanktonten der Aussüßung des Wassers nicht zu widerstehen vermochten.

Es wird somit nur ein Bruchteil des Planktons sich dauernd im Brackwasser erhalten können und von diesem abermals nur ein Teil in der Form besonderer Varietäten oder gar Arten in seinem Vorkommen auf das Brackwasser beschränkt erscheinen.

Im allgemeinen scheint es, als ob Seetiere leichter in das Süß-

wasser vordringen könnten, als Süßwassertiere ins Meer. Die Süßwassertiere können offenbar schwerer das Salzwasser vertragen als die Seetiere das Süßwasser (L. Car). Anders das Phytoplankton. Karsten ist auf Grund von Versuchen zu dem Resultat gelangt, daß „Medien höherer Konzentration im ganzen für Diatomeenzellen geringere Gefahren bieten als solche zu niedriger Konzentration". Denn die Plasmolyse kann lange ertragen werden, und in der Regel wird die Zelle sich mit der Zeit der höheren Konzentration anpassen können. Karsten fand im Januar 1898 zahlreiche, durch die Sventinemündung in die Kieler Föhrde gelangte Süßwasserdiatomeen als Planktonformen, viele davon z. B. *Melosira granulata* fast stets mit stark plasmolysiertem Plasmakörper, aber völlig lebendig.

Eine bedeutendere Rolle spielen jedenfalls die Süßwasser-Schizophyceen im Hyphalmyroplankton, die nach Lemmermann 21 Arten ins Brackwasser entsenden (Fig. 193a, b).

Während von den Conjugaten sich kein Mitglied der Familie der Desmidiaceen je aus dem Süßwasser ins Brackwasser hinauszuwagen scheint, sind Vertreter der Zygnemaceen bisweilen nicht selten in schwachsalzigem Wasser anzutreffen.

Unter den Chlorophyceen (Fig. 193f) zählen wir gegenwärtig gegen 20 Arten im Brackwasser; namentlich Vertreter der Gattungen *Pediastrum* (Fig. 80, S. 101) und *Botryococcus* sind nicht selten anzutreffen.

Auffallend ist, daß von den zahlreichen Flagellaten des Süßwassers nur recht wenige im Brackwasser zu finden sind; nach Lemmermann nur 21 Arten.

Charakteristisch für das Hyphalmyroplankton ist demnach das Vortreten gewisser Schizophyceen, das Zurücktreten der Flagellaten. Durch das Vorhandensein halophiler Algen nähert es sich dem Haliplankton, unterscheidet sich aber davon durch die geringe Entwicklung der Peridineen (Lemmermann).

Unter den Protozoen scheinen die Infusorien die wichtigste Rolle im Hyphalmyroplankton zu spielen. Einige *Tintinnopsis*-Arten werden geradezu als Brackwasserformen bezeichnet.

Daß einige Medusen auch stark ausgesüßtes Wasser vertragen, wurde schon früher erwähnt. Die *Aurelia aurita* des Brackwassers ist meist klein (östliche Ostsee). *Cyanea capillata* kommt in der Ostsee noch an der ganzen ostpreußischen Küste vor und scheint nach Braun erst vor dem Finnischen Meerbusen halt zu machen, während die schon früher erwähnte *Crambessa tagi* weit im Tajo aufzusteigen pflegt.

Aus der großen Gruppe der Würmer scheinen lediglich die Rotatorien häufiger im Brackwasser aufzutreten. Neben solchen, die sowohl im süßen als im salzigen Wasser zu leben vermögen, gibt es auch einige echte Brackwasserformen (Fig. 193 g, h, i).

Eigenartig ist auch die Krebsfauna des Brackwasserplanktons zusammengesetzt. Unter den Cladoceren finden sich neben ausgesprochenen Süßwasserformen (*Diaphanosoma brachyurum* [Fig. 184h, S. 215], *Hyalodaphnia* [Fig. 102, S. 112 und Fig. 135, S. 133], *Leptodora* [Fig. 147, S. 159] u. a.) die marinen *Podon*- und *Evadne*-Arten, von denen *Podon polyphemoides* in Schweden sogar ins Süßwasser geht. Ausschließlich im Asovschen Meere lebt *Corniger maeoticus,* an der Mündung des Tocantin (Amazonas) wurden *Diaphanosoma fluviatile* und *Moina minuta* (Fig. 193k) gefunden, also wohl echte Brackwasserformen (Hansen).

Eingehende Untersuchungen über die Kieler Copepoden führten Oberg zu dem Resultate, daß wir unter den Planktoncopepoden der Ostsee zu unterscheiden haben:

1. seltene Gäste aus dem Ozean, wie z. B. *Calanus finmarchicus* (Fig. 23, S. 50), *Acartia discaudata,*

2. häufig aus dem Brackwasser importierte, aber in der Kieler Bucht nicht entwicklungsfähige, wie *Eurytemora hirundo,*

3. häufig aus der Nordsee importierte, aber in der Ostsee in der Entwicklung und Fortpflanzungstätigkeit geschwächte Copepoden, wie z. B. *Paracalanus parvus,*

4. indigene Formen; so *Pseudocalanus elongatus, Temora longicornis* usw.

Wohl die überwiegende Mehrzahl der im Brackwasser lebenden Haliplanktonten gehört den Küstenformen an, die schon wegen ihres Wohngebietes mehrminder große Schwankungen des Salzgehaltes ertragen müssen. Daß aber auch manche scheinbar ausschließlich auf das Leben in der Hochsee angewiesene Planktonten im Brackwasser gut zu gedeihen vermögen, geht aus den Mitteilungen Lohmanns über die Verbreitung der Appendicularien hervor. Darnach sind bisher im Brackwasser, d. i. im Wasser mit weniger als 30‰ Salzgehalt, 5 Arten gefunden worden, doch von ihnen gedeiht nur eine, *Oicopleura dioica,* wirklich in demselben und entwickelt gerade hier eine große Volkszahl. Dennoch kann aber auch sie nicht als reine Brackwasserform betrachtet werden, da sie auch bei hohem Salzgehalt bisweilen ebenso zahlreich vorkommt.

Verschiedenartig und von Ort zu Ort wechselnd wie das Hyphalmyroplankton selbst sind auch Ausbreitung und physikalische Ver-

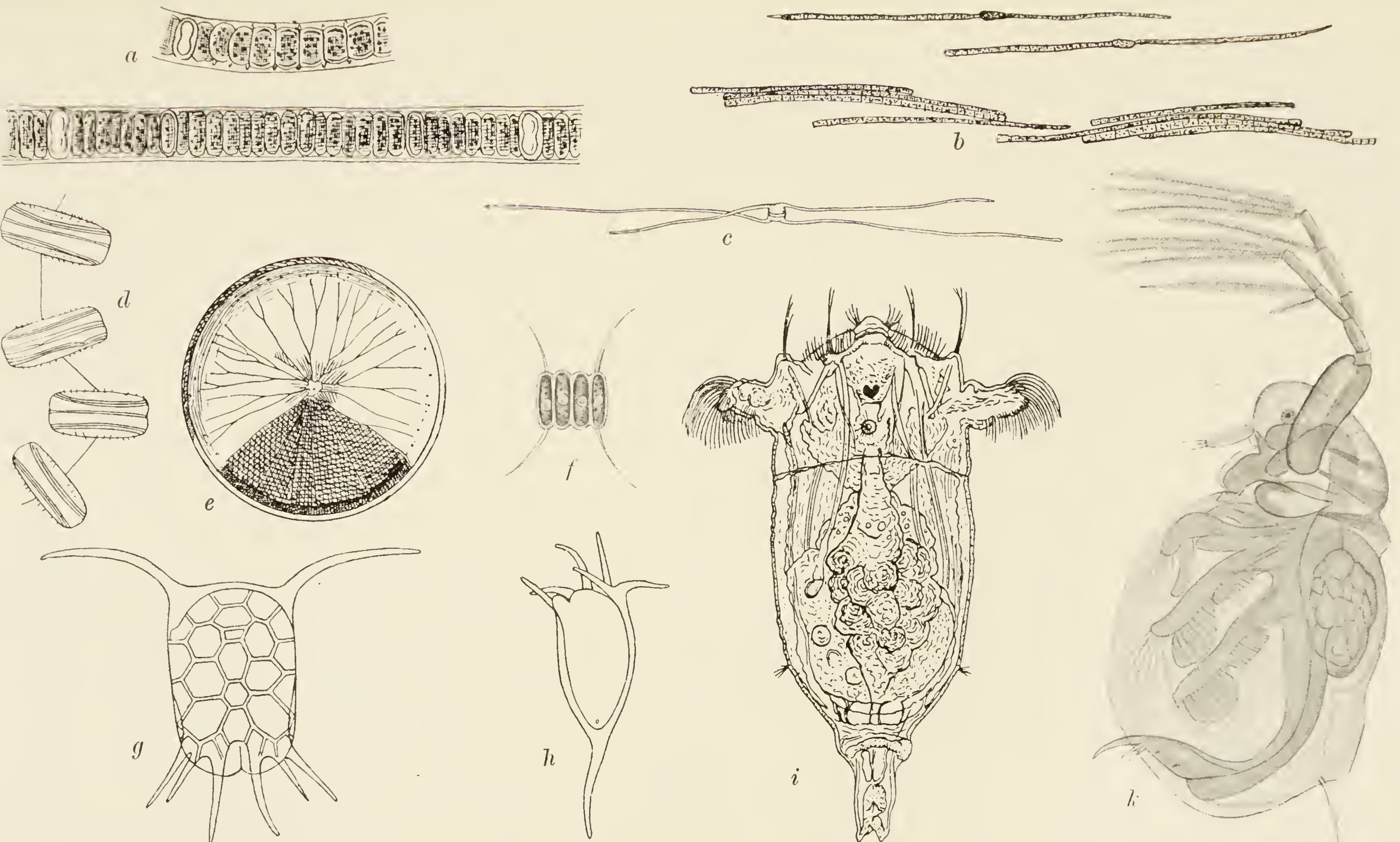


Fig. 193. Einige Charakterformen des *Hyphalmyroplanktons*.

a Nodularia spumigena Mertens (nach Bornet und Thuret aus Wille); *b Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs* (nach Kützing aus Wille); *c Chaetoceras danicum Cleve (= boreale Schütt)* (nach Schütt); *d Thalassiosira baltica (Grun.)*, Kette in Gürtelansicht (nach Ostenfeld und Grunow aus Gran); *e* dasselbe, Schale in Schalenansicht (ebendaher); *f Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.* (nach Lemmermann); *g Anuraea aculeata Ehrbg. var. platei Jägersk.* (nach Jägerskiöld); *h Anuraea cochlearis Gosse var. recurvispina Jägersk.* (nach Jägerskiöld); *i Synchaeta baltica Ehrbg.* (nach Lauterborn); *k Moina minuta Hansen* (nach H. J. Hansen).

hältnisse der Brackwasserregion. In kleiner Ausdehnung finden wir sie in der Adria an der Ausmündung der Karstflüsse; an der englischen Küste sind viele Küstenflüsse nichts anderes als Überreste einstiger weit ins Innere einschneidender Ästuarien, und Ebbe und Flut sind weit landeinwärts bemerkbar. Besonders kompliziert werden die physikalischen Verhältnisse an den Mündungstrichtern der großen Ströme, so im Amazonas. Infolge der vordringenden Flut machen sich in dem Hauptfluß der dem Amazonas vorgelagerten Insel Marajó, in dem Rio Arancá grande, bis weit stromaufwärts Stauungen des

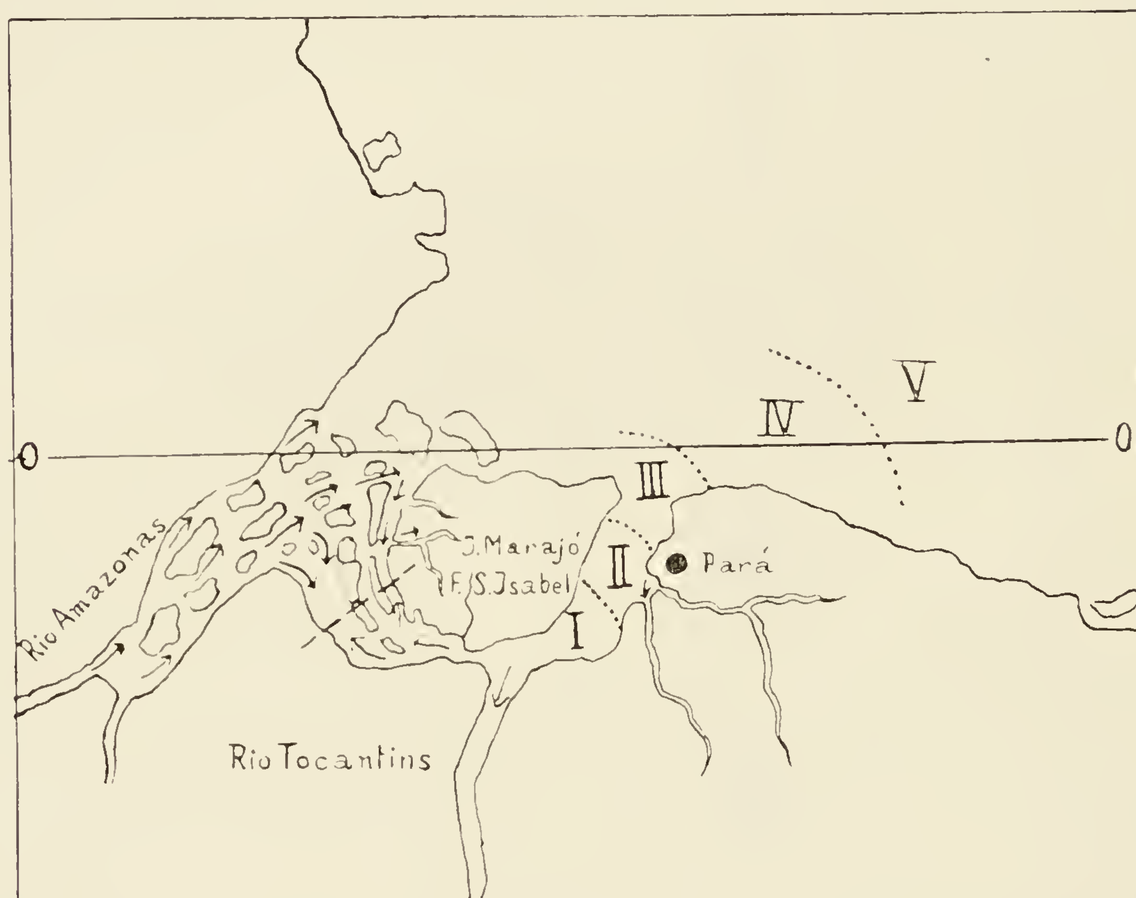


Fig. 194.
Zonen des Hyphalmyroplanktons an der Mündung des Amazonas (Tocantins). (Nach Kartenskizzen von Dahl und Stingelin.)

Amazonassüßwassers geltend, und wir haben es hier darum trotz Ebbe und Flut nur mit Süßwasserorganismen zu tun (Stingelin).

An der Mündung des Tocantins konnte Dahl folgende Zonen feststellen (Fig. 194):

1. Eine reine Süßwasserzone, charakterisiert durch *Diaptomus henseni*; neben ihm tritt bereits, wenn auch weniger häufig, *Pseudodiaptomus gracilis* auf, der nach Stingelin bei Flut auch in den Furo Sant Isabel auf der Insel Marajó vordringt.

2. Eine obere salzarme Zone mit der Leitform *Pseudodiaptomus richardi.*

3. Eine mittlere mit mäßigem Salzgehalt, mit *Pseudodiaptomus crassirostris.*

4. Eine untere mit vollkommen ozeanischem Salzgehalt; sie liegt wohl schon außerhalb des eigentlichen Mündungsgebietes, ist aber durch flaches Wasser ausgezeichnet, für dessen Planktonfauna *Eucalanus vadicola* charakteristisch ist. Reine Hochseeformen fehlen hier noch fast vollständig. Diese treten erst in der

5. rein ozeanischen Zone auf, für die Dahl den weitverbreiteten *Clausocalanus furcatus* als Leitform angibt.

4. Der Einfluß der Küste auf das Haliplankton.

A. Ozeanisches und neritisches Plankton.

In morphologischer und vor allem in biologischer Hinsicht ungleich schärfer als im Süßwasser läßt sich im Meere das Plankton des freien Wassers von jenem der Küstenregion sondern.

Die verschieden große direkte oder nur indirekte Abhängigkeit vom festen Lande ist unter den mannigfaltigen Eigenschaften der Planktonten diejenige, die am tiefsten in ihre Lebensgeschichte eingreift und darum, wie Gran mit Recht betont, die schärfste Unterscheidung ermöglicht.

Während zahlreiche Organismen ihr ganzes Leben im Meere schwebend zubringen und ihren vollständigen Entwicklungsgang in demselben durchlaufen, ist das bei anderen nicht der Fall; vielmehr bringen diese einen Teil ihres Lebens im Benthos zu, entweder vagil oder sessil. Die erste Gruppe nennen wir mit Haeckel holoplanktonisch, die zweite meroplanktonisch.

Zu den holoplanktonischen Organismen, welche gar keine direkte Beziehung zum Benthos haben, gehören ein großer Teil der Diatomeen, Peridineen, ferner Radiolarien (mit einer einzigen Ausnahme[1])), viele Foraminiferen, die hypogenetischen Medusen (ohne Generationswechsel), alle Siphonophoren und Ctenophoren[2]), Chaetognathen und Pteropoden, ferner Copelaten, Salpen und Pyrosomen.

Die meroplanktonischen Organismen hingegen, welche nur einen Teil ihres Lebens im Meere schwebend sich finden, die übrige Zeit vagil oder sessil im Benthos zubringen, sind vorzüglich vertreten durch die Hauptmasse der Schizophyceen, einen Teil der Diatomeen, die metagenetischen Medusen (Craspedoten mit Hydroid-Ammen, Acraspeden mit Scyphistoma-Ammen), einige Turbellarien und Anneliden;

---

1) Die von der Deutschen Südpolar-Expedition aufgefundene Radiolarie *Podactinelius sessilis* ist eine gestielte, festsitzende Acanthometride (*O. Schröder*).

2) Ausgenommen *Ctenoplana*.

meroplanktonisch sind ferner die „pelagischen Larven" der Hydroiden und Korallen, vieler Würmer, Kruster und Echinodermen, Mollusken und Ascidien.

Aus den holoplanktonischen Organismen setzt sich das ozeanische oder Hochseeplankton zusammen; es umfaßt, wie Hensen sich ausdrückt, diejenigen Formen, deren Mutterboden die Hochsee ist.

Die Hauptmasse der meroplanktonischen Organismen werden wir dem neritischen oder Küstenplankton zuzählen können. Den Küstenformen ist die Hochsee ein stets geöffnetes Grab, in das allzeit ein beträchtlicher Prozentsatz willenlos hinausgetragen wird, während umgekehrt den zarten Gebilden der Hochsee die Küsten zum Verderben gereichen, denen sie von Wind und Strömungen zugetrieben werden. Das gilt besonders von den mit Lagunen versehenen Koralleninseln. Wir finden da mitten in den Ozean, die Heimat der planktonischen Lebewelt, hingestellt kleine Inseln, die nach allen Seiten fast senkrecht in große Tiefen abstürzen und im Innern Lagunen beherbergen, die vom Meere getrennt sind, doch durch Kanäle mit demselben kommunizieren und von ihm periodisch überflutet werden.

Es sind dies, schreibt Th. Fuchs, wahre Fallen für pelagische Tiere, die man selbst künstlich praktischer nicht herstellen könnte. Tatsächlich sind ja die „valli" der adriatischen Flachküste nach einem ähnlichen Prinzip gebaut und die norwegischen „Pollen" sind gewissermaßen ein Gegenstück dazu.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, das Gebiet des neritischen Planktons schärfer von dem der Hochsee abzugrenzen. Die Gelehrten des „Challenger" gaben als Grenze 100 Seemeilen von der Küste an, während der Gazelle-Expedition wurde die Grenze mit 300 Seemeilen festgelegt; freilich waren in beiden Fällen für die Abgrenzung des Küsteneinflusses lediglich die Makroplanktonten, die man beobachtet hatte, maßgebend.

Die Bearbeiter des Planktons der „National"-Expedition geben vielfach an, daß die Küstenformen in der Hauptsache die Tiefenlinie von 200 m nicht überschreiten, so Lohmann.

Auf Grund der Zählungen kleinerer Planktonten, namentlich der Diatomeen, kommt endlich Hensen selbst zu dem Resultate, daß eine Grenze der Küsteneinwirkung im Atlantik wenigstens überhaupt nicht zu finden sei, denn wenn der Einfluß der einen Küste vorüber ist, nähert man sich im Ozean auch schon der gegenüberliegenden Küste. Die überhebungsvolle Bezeichnung des Atlantik „großer Teich" wäre damit gewissermaßen von der Naturwissenschaft sanktioniert.

B. Die Sargassosee.

In wie hohem Grade das Leben der Hochsee von neritischen Organismen beeinflußt werden kann, zeigen am deutlichsten die im Zentrum der großen Stromzirkel, in den Halostasen, sich ansammelnden Algenmassen (*Sargassum*, oder in hohen südlichen Breiten *Macrocystis pyrifera*).

Biologisch am gründlichsten erforscht ist die Sargassosee des Nordatlantik.

Krümmel hat versucht, auf Grund der Notizen in den Schiffstagebüchern durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung und graphische Darstellung der „Linien gleicher Sargassowahrscheinlichkeit“ (Isophykoden) den Begriff der Sargassosee geographisch zu lokalisieren. Dabei ließ sich feststellen, daß ein Gebiet von fast 7 Millionen qkm ungefähr auf der Stelle, wo unsere Karten eine Sargassosee angeben, mit einer mittleren, jährlichen Wahrscheinlichkeit von mehr als 5 % sich findet und ein kleineres Gebiet von 4,44 Millionen qkm umschließt, worin die Sargassofrequenz auf mehr als 10 % im Jahresmittel steigt (vgl. Fig. 195).

Das Sargassum wandert im Sommer aus dem Golfstromgebiet nach Südosten und überschreitet dann, dem Meeresstrom weiter folgend, im Winter 30° n. B. und im Frühling 25° n. B. Der Floridastrom entführt die Tange aus dem Karaibischen Mittelmeer, namentlich zahlreich im Sommer, und sie brauchen dann kürzestens 5 ½ Monate, um in die Gegend im Südwesten der Azoren zu gelangen.

Diese „pseudoplanktonischen“, schwimmenden Tangmassen geben nun einem an sie angepaßten Tierleben ein Substrat, ohne welches letzteres sonst nicht auf hoher See sich dauernd aufhalten könnte. Offenbar stammt diese eigenartige Tierwelt wie das Sargassum selbst von den Küsten des Karaibischen Meeres, doch ist es nach Ortmann sehr bemerkenswert, daß diese Sargassumtiere (wenigstens in der Mehrzahl) dort, wo das Sargassumkraut festgewachsen im Litoral vorkommt, nicht gefunden werden, sondern daß sie nur das treibende Kraut bewohnen.

Nach Apstein lassen sich unterscheiden:

1. Festgewachsene oder angeheftete Sargassumbewohner.

2. Auf dem Sargassum kriechende oder zwischen den Zweigen schwimmende Formen, die sich nur gelegentlich festzusetzen pflegen.

Im allgemeinen ist die Sargassosee als ein sehr planktonarmes Gebiet zu bezeichnen.

So fiel unter den Bearbeitern des von der Plankton-Expedition gesammelten Materials Wille die geringe Entfaltung der Schizophy-

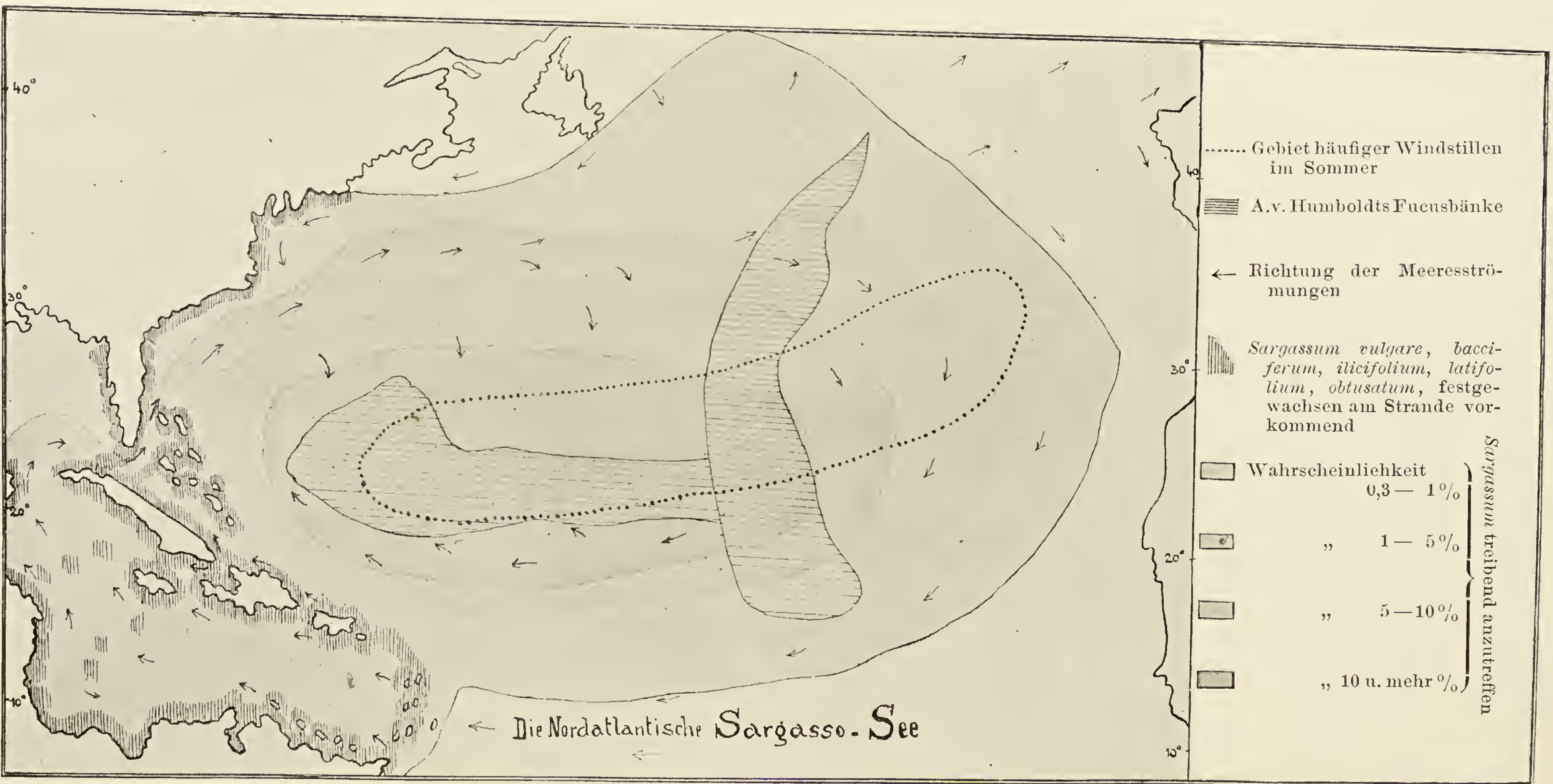


Fig. 195.

(Nach Krümmel.)

ceenflora in der Sargassosee auf. Wenn die Zählungen in diesem Gebiete trotzdem hie und da größere Mengen ergaben, scheint es sich nur um momentane, wolkenartige Ansammlungen zu handeln.

Auch an pelagischen Würmern, Amphipoden, Decapodenlarven und Radiolarien wurde die gleiche Individuenarmut beobachtet. Bezüglich der Acanthometriden unterscheidet noch Popofsky ein artenreicheres Zentrum und eine speziesarme Randzone. Das verhältnismäßig reichere Vorkommen von Wurmlarven und Cyphonautes läßt sich wohl damit erklären, daß die Muttertiere dieser Larven eben zur ständigen Fauna der treibenden Tange gehören. Ebenso spricht gegen die, durch exakte Zählungen nachgewiesene, quantitative Planktonarmut der Sargassosee nicht die Beobachtung, daß einige wenige Planktonarten gerade hier zur üppigsten Entfaltung gelangen. So wurde z. B. unter den Cladoceren *Evadne spinifera* (Fig. 196) regelmäßig in der Sargassosee und in dem anschließenden Nordäquatorial- bzw. Kanarenstrom gefangen (Hansen), und in demselben Areal scheint auch ein Copepode, *Copilia mediterranea* (Fig. 14, S. 40), regelmäßig vorzukommen.[1]) Ausschließlich in der Sargassosee lebt von Protozoen die Acanthometride *Amphilonchidium haeckeli* und die Tintinne *Ptychocylis undella* var. *sargassensis*.

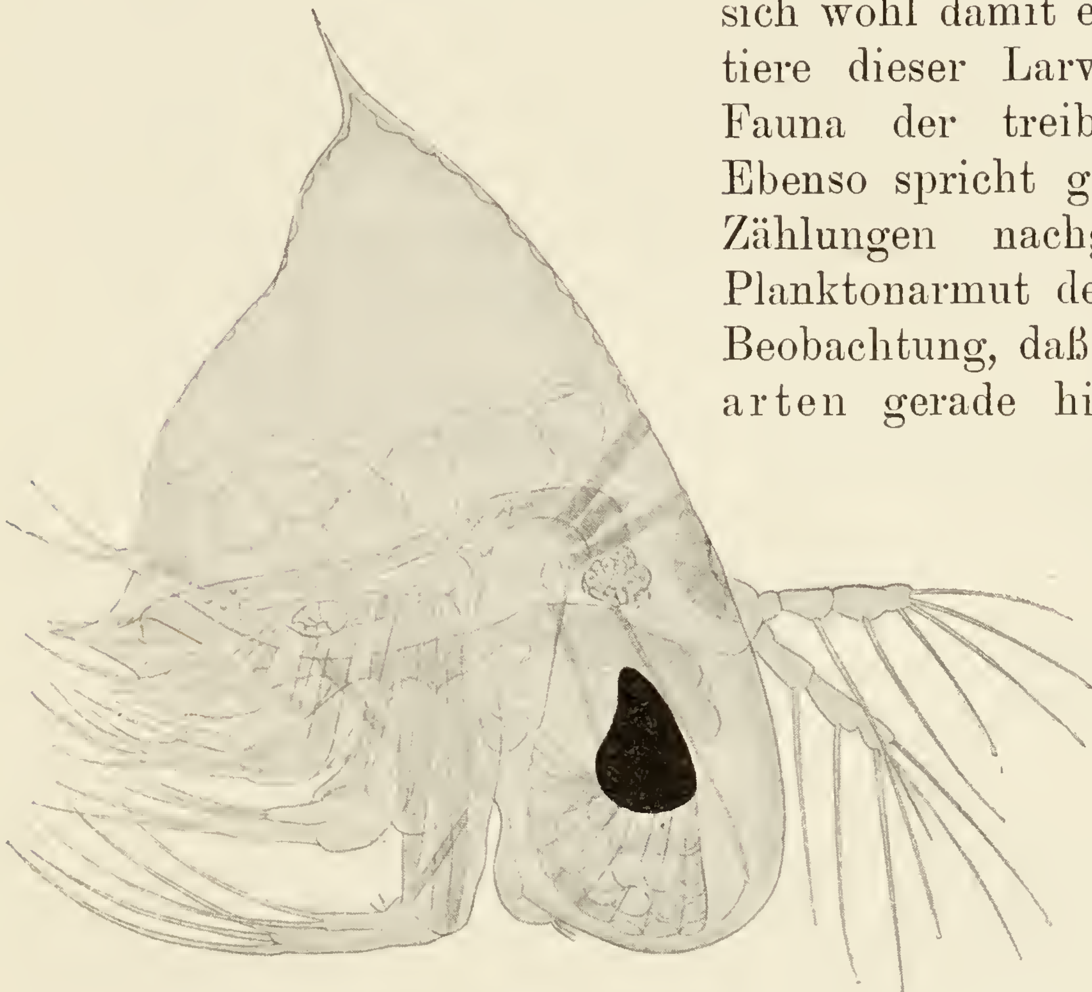


Fig. 196. *Evadne spinifera P. E. Müller.* (Nach Claus.)

Die Sargassosee läßt sich somit biologisch charakterisieren:

1. Durch das Vorkommen der treibenden Sargassobüsche mit den ihnen eigentümlichen Bewohnern.

2. Durch den Mangel an Schwärmen größerer Tiere (einige superfiziell lebende Planktonten wie Physalien, Porpiten und Janthinen ausgenommen).

3. Durch die Armut an (kleineren) Planktonten, die im übrigen aber sehr regelmäßig über das ganze Gebiet der Halostase ausgebreitet sind.

1) Vgl. dazu auch die Karten Fig. 219 u. 220.

4. Durch das Vorkommen einiger spezifischer Sargassoseeplanktonten.

In physikalischer Hinsicht sind für die Sargassosee charakteristisch:

1. Die fehlenden Strömungen.

2. Die schon früher erwähnte, geringe Abkühlung des Wassers nach der Tiefe zu.

Ähnliche Temperaturverhältnisse wie in der Sargassosee finden wir im Mittelmeer, und auch bezüglich des Planktons ergeben sich auffallende Analogien. Schütt konnte schon vor Jahren auf Grund quantitativer Fänge feststellen, „daß die Planktonmassen im Golf von Neapel keineswegs immer so unermeßlich groß sind, wie bisweilen angenommen zu werden scheint". Wir wissen heute, daß das Mittelmeer sogar quantitativ sehr planktonarm ist. Schütt verglich nun die quantitativen Fänge aus der Sargassosee mit denen im Neapler Golf und konnte so feststellen, daß das Mittel der Fänge im Mittelmeer aus 200 m Tiefe pro 0,1 qm Oberfläche 3,2 ccm beträgt, was dem Mittelwerte aus den Sargassoseefängen (= 3,3 ccm) sogar bis auf 0,1 ccm nahe kommt. Die Ähnlichkeit erstreckt sich aber noch weiter, indem sich das Plankton der Sargassosee auch in qualitativer Beziehung ähnlich verhält wie das des Mittelmeeres; das gilt im speziellen für die Peridineen (Schütt), die koloniebildende Radiolarie *Myxosphaera coerulea* (Brandt), die Acanthometride *Lithoptera fenestrata* (Fig. 197) (Popofsky). Nach Apstein ist *Alciope contraini* im Mittelmeer und in der Sargassosee am häufigsten, und dasselbe dürfte von dem vorerwähnten Copepoden, *Copilia mediterranea*, gelten.

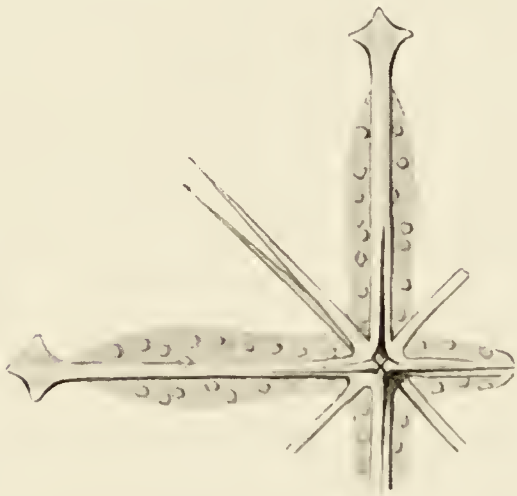


Fig. 197.
Lithoptera fenestrata J. Müller.
(Nach Popofsky.)

c) Bedeutung der Küste für die Planktonphylogenie.

So wie von den Ufern der Süßwasserbecken ein unversiegbarer Strom neuen Lebens in das freie Wasser der Seebecken sich ergießt, wird auch das gesamte Tier- und Pflanzenleben der Hochsee direkt oder indirekt von der Küstenregion beeinflußt. Zahlreiche Fische laichen in den Algenwiesen des Litorale, weil den Eiern hier reichlich Sauerstoff zur Verfügung steht, dessen sie in erheblichem Maße benötigen (Thoulet). Planktonischen Eiern entschlüpfte Jungfische

(Pleuronectiden) ziehen landwärts, um an der Küste alsbald das freie Vagabundenleben der Jugend zu beschließen und als Benthosbewohner die seewärts gerichtete Wanderung in tiefere Gründe anzutreten. Billionen neritischer Planktonten werden alljährlich von Strömungen in die offene See entführt, und in den Zentren der großen, ozeanischen Zirkelströme staut sich eine eigenartige neritische Lebewelt an, das „Pseudoplankton“ der Halostasen.

Wenn sich so, ich möchte sagen, der ontogenetische Zusammenhang des ozeanischen und neritischen Planktons der Gegenwart nachweisen läßt, dann ist wohl der Gedanke naheliegend, ob nicht auch die Verfolgung der erdgeschichtlichen Entstehung des Haliplanktons, also gewissermaßen seine Phylogenie, auf die Küstenzone der Weltmeere als einer uralten Geburtsstätte des gesamten pelagischen Lebens hinführt.

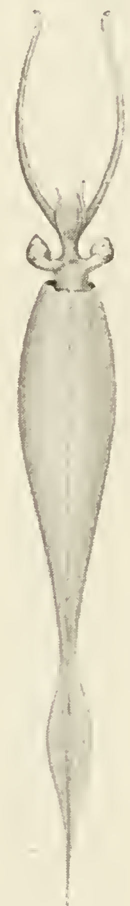


Fig. 198. Cephalopode aus der Familie der *Cranchiae* aus dem Indischen Ozean. (Nach Chun.)

Leider stellen sich solchen Erörterungen große, zum Teil unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen; gerade bei den zarten Planktonten macht sich die „Unvollständigkeit der geologischen Urkunde“ unangenehm bemerkbar. Nur ein kleiner Bruchteil aus vergangenen Erdperioden ist uns in Versteinerungen erhalten geblieben, so viele Diatomeen, Foraminiferen, einige Flagellaten, fast alle Radiolarien.

Unter den Coelenteraten mag nur kurz auf die bekannten Medusen-Abdrücke aus dem lithographischen Schiefer des oberen Jura bei Solenhofen, Eichstädt und Kelheim in Bayern hingewiesen werden, unter den Mollusken auf die Pteropoden und unter den Krustern auf die fossilen Eier planktonischer Copepoden.

Soviel ist sicher, daß sich im Plankton viele uralte Formen fast unverändert bis auf den heutigen Tag erhalten haben. „Wenn fossile Radiolarien so häufig in Coprolithen und phosphoritischen Gesteinen nachgewiesen wurden, so ist das ein Beweis dafür, daß sicher seit dem Carbon das Plankton als Nahrung der Meerestiere dient.“ (Walther.)

Es ist auffallend, daß sich die meisten unserer heutigen Planktonten leicht von litoralen Formen ableiten lassen; dafür sprechen sowohl morphologische wie biologische Tatsachen. Viele Planktonten der Jetztzeit zeigen larvale Charaktere. Unter den Cephalopoden gibt es eine Gruppe der *Cranchia*-artigen, die durch Durchsichtigkeit und Muskelschwäche, die starke embryonale Augenentwicklung, den nur

wenig entwickelten Armapparat einen larvalen Eindruck machen (Fig. 198). Ich erinnere ferner an den „neotenischen“ Amphioxides (Fig. 199).

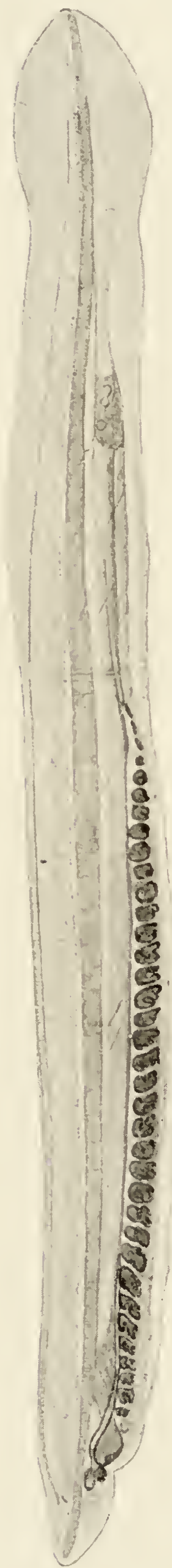


Fig. 199. *Amphioxides valdiviae* Goldschmidt. (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz nach einem Präparat von Prof. Goldschmidt.)

Die Eier einiger Copepoden (Fig. 101, S. 112), die Dauersporen der Planktondiatomeen, die wohl in die Tiefe absinken, aber nicht den Boden erreichen, sondern noch im freien Wasser die neue Generation entlassen, erinnern an die Dauereier und Cysten benthonischer Formen.

Es scheint sich das Haliplankton der Jetztzeit aus zwei verschiedenen Formengruppen zusammenzusetzen.

Aus gewissen Urformen, von denen nur wenige für die geologische Erhaltung geeignet waren und nur ein Bruchteil sich bis auf unsere Tage erhalten hat. Wir denken dabei an niedere Planktonten, Protisten, z. B. an Flagellaten und Radiolarien. Von den ersteren, als den Anfangsgliedern verschiedener Algenreihen leitet Oltmanns die seßhaft gewordenen Formen des Benthos her. Wir können uns vorstellen, „daß mit der Seßhaftigkeit wie bei den Völkern auch bei den Algen die höhere Entwicklung begann, denn jetzt erst wurde erfordert eine „Stellungnahme“ zum Substrat und damit eine Polarisierung, eine Abfindung mit Wasserbewegung, Licht und andren Faktoren.“ Unter den Zooplanktonten des Meeres sind es vorzüglich die Radiolarien, die sich aus den warmen paläozoischen Meeren erhalten haben und uns heute namentlich in den Tropenmeeren durch ihre Formenmannigfaltigkeit überraschen. In diesem Sinne sagt Ortmann von dem Lebensbezirk der offenen See, dem Pelagial: „Sein Alter in der Form, wie es uns jetzt in den Tropen entgegentritt, ist jedenfalls ein sehr hohes, es ist mindestens gleichalterig mit dem Litoral und dem festländischen Lebensbezirk.“

In der Litoralregion haben wir die Geburtsstätte des marinen Neoplanktons zu erblicken. Sie reicht nach Murray bis etwa 100 Faden Tiefe, von wo ab die Existenzbedingungen nahezu überall gleichförmig werden, bis zur „mud-line“, der Schlammlinie englischer Autoren die dadurch gekennzeichnet ist, daß sie den Ruheplatz für allen

Schlamm vom Lande, sowie Reste der toten pelagischen Organismen bildet. Von hier aus ist in einer vielleicht nicht gar so weit zurückliegenden geologischen Periode die Tierwelt in die Tiefe gewandert — die heutige abyssale Fauna, nachdem früher schon von eben dieser Schlammlinie die Ahnen der Mehrheit des heutigen Haliplanktons ihre „Völkerwanderung“ in die offene, weite See angetreten hatten; ein nicht geringer Teil der heutigen Tiefseefauna scheint überdies nicht auf direktem Wege an den Küstenabhängen, sondern auf dem Umweg über das superfizielle Pelagial in die großen Meerestiefen gelangt zu sein. Die Einwanderung in die Tiefsee hat jedenfalls in den wärmeren Zonen hauptsächlich stattgefunden und ist, wie es scheint, noch heute in vollem Gang (Fische nach Brauer).

Was aber, fragen wir, war die Veranlassung zu diesen gewaltigen Veränderungen, welche äußeren Umstände verursachten diese Invasion von den Küsten der Kontinente her in das Reich des altehrwürdigen Adelsgeschlechtes der Urplanktonten?

Pfeffer versucht auch auf diese Frage eine Antwort zu geben. Bis zu alttertiären Zeiten bevölkerte die Ozeane eine Organismenwelt mit dem Habitus der heutigen Tropenfauna und -flora. Während des Tertiärs zieht sich diese allmählich von den höheren Breiten zurück und nimmt während des Oligocaens und Miocaens einen subtropischen Charakter an.

Auf der nördlichen Halbkugel läßt sich geologisch nachweisen, daß die Veränderung der alten Fauna in die heutige sich zonenartig ausdrückte, daß die zonenartige Anordnung unserer jetzigen Faunen jenem zonenartigen Rückzuge der alten Fauna ihren Ursprung verdankt. „Von allen großen Verhältnissen, welche das Leben auf Erden betreffen, gibt es aber nur eines, welches zonenartig wirkt und sich zonenartig ausdrückt, und zwar gleichmäßig auf der nördlichen wie südlichen Halbkugel, das ist die Erwärmung der Erde durch die Sonne.“ Somit sind also klimatische Veränderungen, die an den Polen beginnende Abnahme der Wassertemperatur, die Ursache des Rückzuges des Urplanktons nach dem Äquator gewesen. Im Warmwasser des Tertiärs existierte eine wärmere, aber sauerstoffärmere und auch nahrungsärmere Tiefsee. In demselben Maße als sich das Meerwasser an den Polen abkühlte und das universelle Urplankton sich äquatorialwärts zusammenzog, ermöglichte das von den Polen in die Tiefe absinkende, sauerstoffreichere, kältere, den nahrhaften Planktonregen besser konservierende Wasser die Existenz einer abyssalen Fauna.

Inzwischen hatte sich auch in der verschmälerten Zone[1]) der in vortertiärer Zeit in „vollständiger klimatischer und topographischer Kontinuität“ stehenden Litoralregion reiches Leben entwickelt, für dessen Expansionsbestrebungen die offene See noch im Vergleich zur ewigen Nacht der Tiefsee und dem ausgesüßten Wasser der Ästuarien zunächst der zusagendste Lebensbezirk sein mußte: die Vorhut des künftigen Neoplanktons machte sich also auf den Weg nach der neuen Heimat im Pelagial.

Wir haben es im vorhergehenden versucht, die erdgeschichtliche Entstehung und Entwicklung des Planktons kurz zu schildern, und sind zu dem Resultate gekommen, daß wir zu unterscheiden haben: zunächst ein Urplankton, das in den paläozoischen Warmmeeren gleichmäßig über den ganzen Erdball verbreitet war, dessen Nachkommen sich wohl zum Teil bis auf die Gegenwart erhalten haben. Die in der Tertiärzeit beginnende klimatische Differenzierung hat wie in der gesamten Lebewelt, so auch im Pelagial auffallende Umänderungen zur Folge gehabt. „Es hat fast den Anschein, als träte mit dem Beginn der Tertiärzeit ein neuer Faktor in den Existenzbedingungen auf, der auf gewisse Gruppen vernichtend, auf andere entwicklungsfördernd wirkte: es wäre wohl möglich, daß der beginnende Klimawechsel hierbei eine wichtige Rolle gespielt hat“, sagt Ortmann. Das Urplankton mußte sich, sofern ihm eine große Anpassungsfähigkeit nicht ein Verbleiben erlaubte, von den Polen nach der wärmeren Äquatorialzone zurückziehen, und vom Litorale aus drang eine neue Welt planktonischer Organismen, das Neoplankton, mit z. T. ausgeprägt larvalem Charakter vor.

1) In den ursprünglich seichteren Meeren dürfte das Litoral eine größere Ausdehnung gehabt haben als in späteren Epochen.

Kapitel VII.

Die geographische Verbreitung des Planktons.

1. Die geographische Verbreitung des Haliplanktons.

Mit Pfeffer und Ortmann können wir als die hauptsächlichsten Faktoren, die bei der Verbreitung des Halobios in Frage kommen, folgende drei bezeichnen:

Einen biologischen, einen topographischen und einen klimatologischen Faktor.

Aus rein biologischen Gründen, im „Kampf ums Dasein", finden beständige Grenzüberschreitungen statt, und wir werden daher von vornherein auf eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Verbreitungsgebiete verzichten müssen.

Nun liegt es im Wesen der marinen Migrationen, daß (aktiv oder passiv) wandernde Organismen sich nur in solche Gebiete verbreiten können, die mit dem ursprünglichen Entstehungsgebiet in Zusammenhang stehen (Ortmanns Gesetz der Kontinuität des Verbreitungsgebietes).

Die Kontinente unserer Erde nähern sich in hohen nördlichen Breiten, während sie auf der Südhemisphäre sich voneinander entfernen. Durch diese Annäherung wäre in topographischer Hinsicht die Kontinuität des Litorales hergestellt; sie wird aber durch die Verschiedenheiten der Temperaturverhältnisse in den Tropen und im arktischen und antarktischen Gebiet, also durch den dritten, den klimatologischen Faktor, unterbrochen.

Er verhindert, daß die an ein tropisches Klima angepaßten Organismen um die Südspitze der Kontinente herum oder in der Arktis an den Stellen der größten Annäherung der Kontinente von einem Ozean zum anderen, von dem Litorale eines Kontinentes zu dem eines anderen gelangen können. Dadurch soll, wie Ortmann behauptet, eine wichtige, topographische Trennung des Litorales innerhalb der Tropen herbeigeführt werden. Da eine Kontinuität des Klimas seit der Tertiärzeit auf der Erde nicht besteht, sondern im allgemeinen die Höhe der Temperatur nach den Polen zu abnimmt, mußte sich die gesamte Organismenwelt diesen Verhältnissen an-

passen. Die Wichtigkeit der Temperaturverhältnisse für die Bionomie mariner Organismen war schon frühzeitig erkannt worden; nur hielt man, wie wir schon früher (S. 39) ausführten, die absolute Höhe, die die einzelnen Arten zum mindesten nötig haben, für das Wichtigste und konstruierte Isokrymen (Dana), während nach Ortmann der Betrag der Temperaturschwankungen an den einzelnen Stellen des Meeres für die Ausbreitung des Halobios von Bedeutung ist. Denn diejenigen Organismen, die an gleichmäßig warmes Klima gewöhnt sind, können sich polwärts nicht in Gebiete ausbreiten, die bedeutenden, jährlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind; Organismen, die in den letzteren dauernd existieren sollen, müssen eben stärkere Temperaturextreme ertragen können, sie müssen eurytherm sein. Es wird somit einem tropischen oder äquatorialen Lebensbezirk stenothermer Warmwasserorganismen nordwärts und südwärts vom Gleicher je eine gemäßigte Zone, das Wohngebiet einer eurythermen Organismenwelt, folgen müssen. Gehen wir von diesen Übergangszonen noch weiter polwärts, wo sich die Amplitude der Temperaturschwankungen verringert, das Mittel aber niedriger liegt, wie in den Tropen, so ist leicht einzusehen, daß die Anpassung von Organismen, die an ein gleichmäßig warmes Klima gewöhnt sind, an die bedeutenden Schwankungen in den Übergangszonen viel tiefer eingreifende morphologische Änderungen im Gefolge haben muß als die Anpassung von Organismen, die an starke Extreme gewöhnt sind, an das gleichmäßig kühle Klima der polaren Zone. Es wird somit der Übergang vom gemäßigten zum polaren Klima keine so durchgreifende klimatische Grenze bilden wie der Übergang vom tropischen zum gemäßigten Klima.

Man hatte früher geglaubt, diese oben angeführten litoralen Regionen, die tropische, gemäßigte und polare, mehrminder scharf voneinander abtrennen zu können. Daß dies nicht möglich ist, ist hauptsächlich den großen Strömungen zuzuschreiben. Die „Lungen des Meeres“, wie man sie auch genannt hat, atmen nämlich nicht nur in den verschiedenen Jahreszeiten, sondern auch in verschiedenen Jahren recht verschieden stark. So kann der Golfstrom bisweilen, in sog. „guten Eisjahren“, sich noch weit im Polarmeer bemerkbar machen und sein Plankton in hohe Breiten führen. Eine solche Periode der stärkeren Ausbreitung des warmen Wassers hatten z. B. Römer und Schaudinn im Jahre 1898 im nördlichen Eismeer Gelegenheit zu beobachten, während im Jahre 1889, als Kükenthal und Walter auf ihrer Bremer-Expedition Spitzbergen bereisten, der Polarstrom Sieger war und den Golfstrom nach Süden drängte.

Im norwegischen Nordmeere fanden Helland-Hansen und Nansen, daß eine hohe Temperatur des atlantischen Wassers ungünstigen biologischen Verhältnissen entsprach.

In welch hohem Grade die Ausbreitung des Küstenplanktons von der Jahreszeit abhängig ist, geht sehr deutlich aus den Untersuchungen Grans über die arktischen Diatomeen hervor.

Nach Gran lassen sich unter den 59 neritischen Arten unterscheiden:

1. arktisch-neritische Arten, 15 an der Zahl, die im Polarmeer heimisch sind und außerhalb desselben nie oder nur sehr selten gefunden werden. Diese Formen sind in irgendeiner Weise vom Eise abhängig. Außerhalb des Polarmeeres (norweg. Küste, Ostsee) treten sie nur im Winter auf (Februar—April). Auch im Polarmeere sind sie oft auf die Frühlingsmonate beschränkt (Mai—Juni);

2. arktisch-boreale-neritische Arten; es sind ihrer 13, die im Polarmeer heimisch sind, aber auch in temperierten Küstenmeeren in großen Mengen vorkommen. Die absolute Südgrenze für die meisten dieser Formen ist etwa bei 45° n. B.; sie sind z. T. Charakterformen des Frühlingsplanktons der Nordsee;

3. boreal-neritische Arten, die artenreichste Gruppe zugleich (23 Arten), die ihr Hauptgebiet außerhalb des Polarmeeres haben, aber doch an gewissen Lokalitäten innerhalb des Polarkreises wahrscheinlich wirklich heimisch sind. Sie schweben hier aber nur in den wärmsten Sommer- und Herbstmonaten und meist in Küstennähe;

4. temperiert-atlantische-neritische Arten, im ganzen 8 Arten; sie sind im Polargebiet kaum heimisch und werden dahin nur gelegentlich durch Strömungen eingeschleppt.

Wenn wir nun eine Übersicht der geographischen Gebiete des Küstenplanktons zu entwerfen versuchen, so kann diese füglich heute nur im Anschluß an die von Ortmann gelieferte Einteilung des litoralen Lebensbezirkes gegeben werden und so wie diese nur als eine provisorische gelten.

Übersicht der geographischen Verteilung des Küstenplanktons.

1. arktische Region
   - a) arktisch-zirkumpolare Subregion
   - b) atlantisch-boreale „
   - c) pazifisch-boreale „

2. tropische Region
   - a) indo-pazifische Subregion
   - b) westamerikanische „
   - c) ostamerikanische „
   - d) westafrikanische (u. mediterrane) Subregion

3. antarktische Region
- a) antarktisch-zirkumpolare Subregion
- b) südamerikanische "
- c) südafrikanische "
- d) südaustralisch-neuseeländische Subregion.

Es wird nach den einleitenden bionomischen Bemerkungen dieses Kapitels nicht schwer fallen, auch für das Hochseeplankton natürliche, d. h. aus den da und dort verschiedenen Existenzbedingungen sich ergebende, geographische Regionen aufzustellen.

Zugleich werden aber auch die Unterschiede sich leicht feststellen lassen, die sich zwischen den Abgrenzungen des Küstenplanktons und denen des Hochseeplanktons ergeben.

Die Kontinente, an deren Küsten das neritische Plankton in seiner Ausbreitung gebunden ist, werden beim Hochseeplankton als trennende Barrieren noch mehr an Bedeutung verlieren, dafür werden in um so höherem Maße die Meeresströmungen für die geographische Verbreitung des ozeanischen Planktons an Wert gewinnen, worauf wir schon an anderer Stelle aufmerksam machten.

Ein Blick auf die Stromkarte (Fig. 223, S. 268) wird jetzt genügen, um die geographischen Regionen des Hochseeplanktons zu konstruieren, wenn wir uns dabei an die Auseinandersetzungen über die Anpassungserscheinungen des Haliplanktons an die Temperaturverhältnisse und den Salzgehalt des Meeres erinnern.

Eine artenreiche, vielfach bizarr gestaltete, stenotherme und stenohaline Warmwasser-Planktonwelt wird den äquatorialen Doppelzirkelstrom bevölkern, der im Atlantik und Pazifik von den Außenrändern der nördlichen und südlichen Passat-Driften (bzw. Äquatorialströmungen) und den ostwärts laufenden Gegenströmen (Äquatorial-Gegenstrom und Guineastrom) gebildet wird. Ähnlich liegen die Verhältnisse im Indik (Monsun-Drift, Passat-Drift, Indische Gegenströmung).

An die äquatorialen Stromzirkel schließen sich als Übergangsgebiet die nördlichen und südlichen gemäßigten Stromzirkel an mit ihren zentralen, stromlosen, gleichmäßig durchwärmten Halostasen, während die Zirkelströme selbst, ihrem Vordringen in höhere Breiten entsprechend und wohl auch wegen der Vermischung mit kaltem Polarwasser, in ihrem Verlaufe erst warmes Wasser, später auch laues und (auf der südlichen Hemisphäre) sogar kühles Wasser führen. Diese gemäßigten Stromzirkel sind die Heimat einer an Temperaturschwankungen angepaßten, eurythermen Planktonwelt.

Die eigenartige Verteilung der Kontinente auf unserer Erde, ihr Zusammendrängen auf der nördlichen Halbkugel, führt zur Ausbildung weiterer kühler Zirkelströme, so z. B. im Nordatlantik im norwegischen

Nordmeer, dessen Halostase sich auch biologisch definieren läßt. Sie leiten hinüber zu den kalten Polarströmen, in denen stenotherme Kaltwasserformen beheimatet sind. — Auf der südlichen Hemisphäre verläuft, wie es scheint, die Zone der eurythermen Kaltwasserformen zirkumpolar, parallel der Westwind-Drift.

Wenn wir im folgenden die Ausbreitung einiger Planktontypen hauptsächlich im Nordatlantik, dem einzigen diesbezüglich genauer erforschten Meere, verfolgen, werden wir wahrnehmen, wie eng die einzelnen Planktonten in ihrer Ausbreitung an die ihnen zusagenden

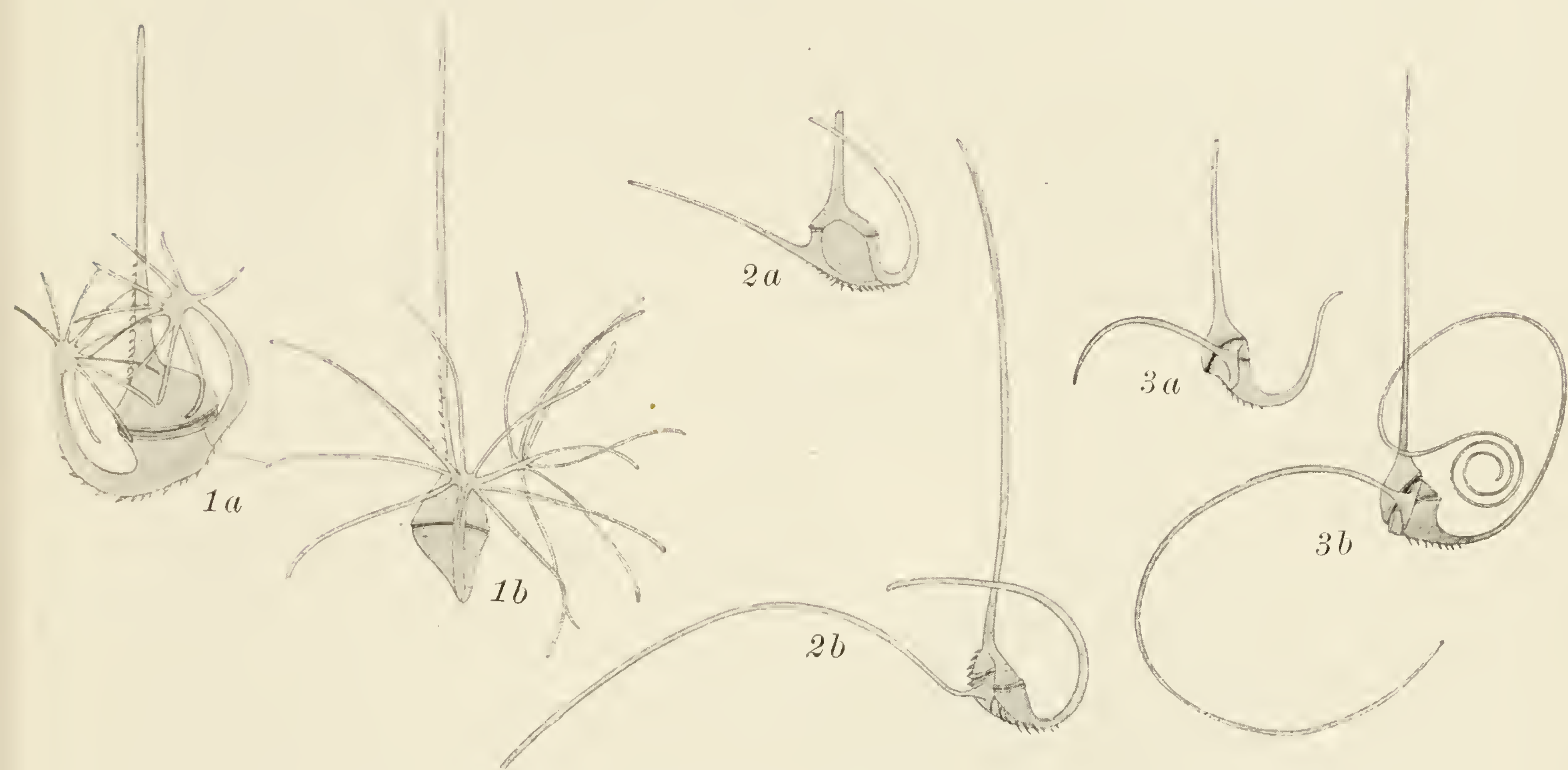


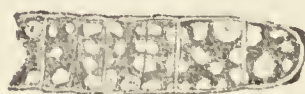
Fig. 200. Drei *Ceratien*-Arten aus dem östlichen Atlantik *a* und Indik *b*. (Nach Karsten.)

1a, 1b Ceratium palmatum; 2a, 2b Ceratium reticulatum var. contorta; 3a, 3b Ceratium reticulatum var. spiralis.

Lebensbedingungen gebunden sind; ja es wird uns sogar nicht schwer fallen, bei der universellen Verbreitung des ozeanischen Planktons in den Zonen gleicher Existenzbedingungen aller Meere auch in noch ungenügend erforschten Meeren die Verbreitungsgrenzen einzelner Formen mit ziemlicher Sicherheit vorherzusagen, sofern uns nur die spezifischen Lebensgewohnheiten der Planktonten und die physikalisch-chemischen Verhältnisse der betreffenden Meere bekannt sind.

Damit soll allerdings nicht gesagt sein, daß verschiedene Meere in gleichen Breiten ein vollkommen identisches Plankton besitzen. So ist z. B. die Reichhaltigkeit des Phytoplanktons im Indik größer als im (östlichen) Süd-Atlantik. Im Indik ist die Neigung vorhanden, den Formwiderstand ganz außergewöhnlich zu steigern: der Schwebe-

rand von *Planktoniella sol* (Fig. 76, S. 101) wird im Indik breiter, die einzelnen „Finger“ bei *Ceratium palmatum* (Fig. 200, 1) sind im Indik fast $^{2}/_{3}$ länger als im Atlantik, die kaum angedeutete, kleine Krümmung an *Ceratium reticulatum var. spiralis* Kofoid (Fig. 200, 3) des atlantischen Meeres ist bei dem indischen Exemplar zu einer langen Spirale ausgewachsen. Die Ursache dieser „Weitervergrößerung“ der indischen Phytoplanktonten ist in der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Meerwassers zu suchen. Die Dichte des Oberflächenwassers beträgt im tropischen Atlantik etwa 1,023, im Indik etwas weniger: 1,022 bis 1,021. „Diese anscheinend geringfügige Differenz der Wasserdichte in der dritten Dezimalstelle ist der einzig ausfindig zu machende Grund für die Habitusdifferenzen des tropischen atlantischen und tropischen indischen Phytoplanktons.





a *b*

Fig. 201. *Trichodesmium thiebauti Gom.* (Nach Wille.)

Für die damit im Zusammenhang stehende Tatsache der längeren Lebensdauer der Individuen resp. der Zellgenerationen, wie sie in der fortdauernden Verlängerung der *Ceratium*-Hörner, in der Verbreiterung der *Planktoniella*-Flügel zum Ausdruck gelangte, wird nur die größere Konstanz der Lebensbedingungen im Indischen Ozean verantwortlich gemacht werden dürfen. Es fehlen hier die scharfen Temperatur-, Salinitäts- und Dichtewechsel, wie sie im ostatlantischen Ozean so häufig sind“ (Karsten).

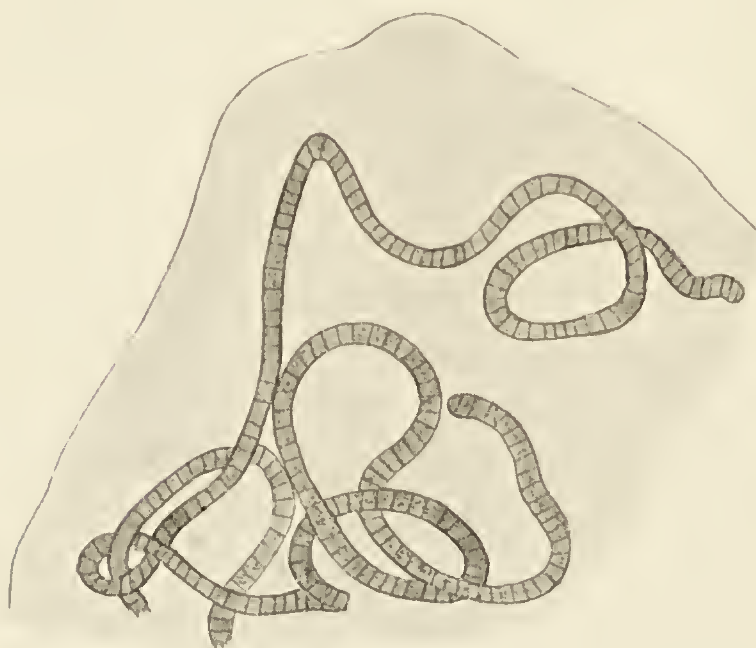


Fig. 202. *Katagnymene spiralis Lemmermann forma capitata West.* (Nach Wille.) Teil einer Gallerthülle, den verschlungenen Lauf des Fadens zeigend.

Über die geographische Verbreitung der Planktonbakterien liegen erst spärliche Daten vor; jedenfalls sind Bakterien auf der Hochsee weit seltener als in Küstennähe.

Aus den Untersuchungen Fischers scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß das Verbreitungszentrum der Hochseebakterien in den warmen Meeren zu suchen ist, denn besonders hohe Werte wurden nur auf Breiten unter 50° gefunden, während in höheren Breiten (etwa auf der Strecke Schottland—Grönland—Neufundland) durchwegs ein Keimgehalt unter 100 angetroffen wurde.

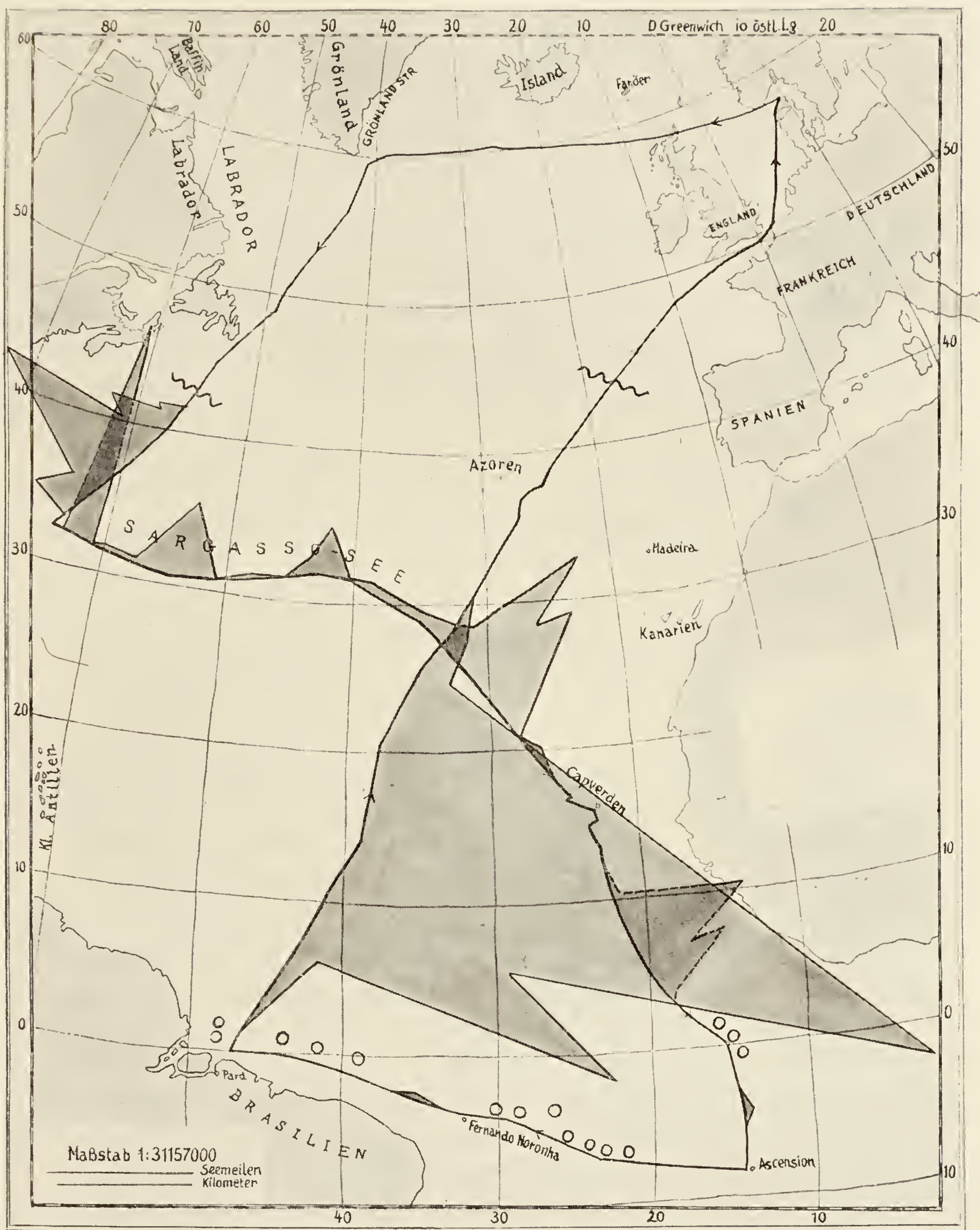


Fig. 203. Quantitative Verbreitung von *Trichodesmium*-Arten in Bündeln *(T. thiebauti Gom. pro parte maxima).* (Nach Wille.)
~~~~ Nordgrenze des Vorkommens von Schizophyceen während der Plankton-Expedition.
o o o Zahl der Kolonien zu klein für den Maßstab.

Weit genauer sind wir durch Willes Untersuchungen über die Verbreitung der Schizophyceen unterrichtet. „In den rein arktischen und antarktischen Meeren dürfte kaum eine einzige dort beheimatete
~~~~

echte Planktonschizophycee gefunden werden"; in den gemäßigten Meeren sind es besonders die (überdies neritischen!) Nostocaceen (*Aphanizomenon-* und *Nodularia*-Arten), welche die Hauptmasse des Schizophyceenplanktons ausmachen (Fig. 21, 20, S. 49).

In den warmen Meeren sind es Oscillariaceen (*Trichodesmium-* und *Katagnymene*-Arten, Fig. 202), die quantitativ dominieren und hier wieder vorzüglich in den äquatorialen Strömungen zur vollen Entfaltung kommen. Ausschlaggebend für die Gattung *Trichodesmium* ist *T. thiebauti* (Fig. 201), von dem die Plankton-Expedition ein Maximum im Nordäquatorial und recht erhebliche Mengen im südlichen Teil des Golfstromes konstatieren konnte (Karte Fig. 203).

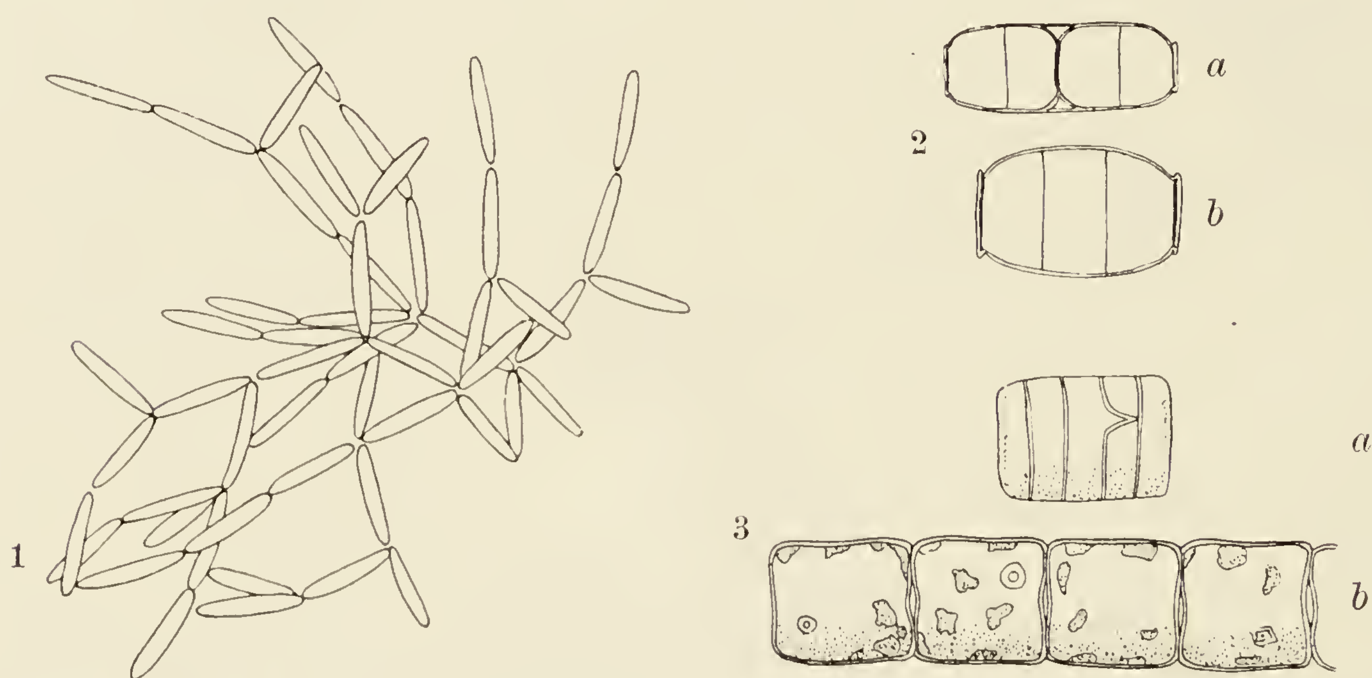


Fig. 204. Arktisch-neritische Diatomeen als Leitformen polarer Ströme.
1 Nitzschia frigida Grun. (n. Gran); *2ab Melosira hyperborea Grun.* (nach Van Heurck aus Gran); *3ab Bacterosira fragilis Gran* (nach Gran), *a* Zelle geglüht, *b* Kette mit Zellinhalt.

Wo kühleres Wasser strömt (Kanarienstrom in den Nordäquatorial- und Benguelastrom in den Guineastrom), sinken die Zahlen rasch.

Die Diatomeen dagegen gelangen in den kühleren Meeren zur üppigsten Entfaltung, und daher wurden sie (neben einigen Peridineen) auch hier vorzüglich von Cleve, Aurivillius und Ostenfeld zur Charakterisierung biogeographischer Regionen herangezogen.

Wenn somit die Diatomeen auch als charakteristische Bestandteile des polaren, arktischen wie antarktischen Planktons imponieren (Fig. 204), und die kalten Gewässer des äußersten Nordens und Südens ihre Hauptheimat sind (Schütt), liegt doch das Verbreitungszentrum keiner einzigen Art in dem eigentlichen eiskalten Polarmeere, trotzdem, wie erwähnt, mehrere dieser Formen Charakterformen des arktischen Sommerplanktons sind; im eisbedeckten, tiefen Polarmeere sind sie nach Nansens Untersuchungen selbst im Sommer

zwischen den Eisschollen nicht vorhanden, die größten Mengen findet man vielmehr in den Grenzgebieten zwischen arktischen und atlantischen Strömungen. Diese Grenzgebiete können wir als die Verbreitungszentren vieler Arten bezeichnen.

Wir werden mit Gran unter den Diatomeen der nördlichen Polarmeere zu unterscheiden haben:

1. Subantarktisch-ozeanische Arten.

2. Atlantisch-ozeanische Gäste, nur 4 Arten umfassend, die nur gelegentlich in höheren Breiten vorkommen.

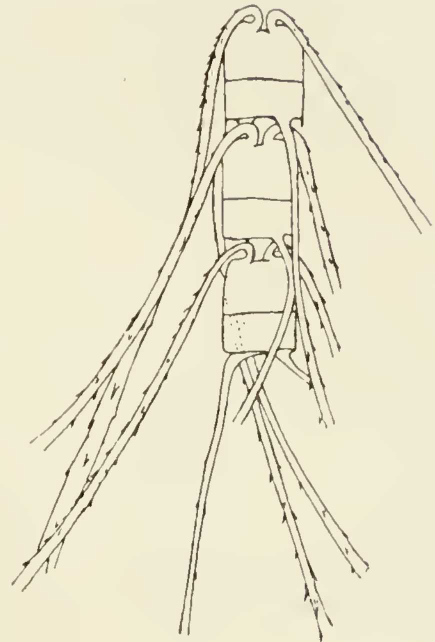


Fig. 205. *Chaetoceras criophilum Castr.*, als Charakterform des arktischen und antarktischen Diatomeenplanktons. (Nach Gran.)

So wie in der Arktis fallen auch in dem antarktischen Phytoplankton die Diatomeen durch ihre Massenhaftigkeit auf, die hier meist durch *Chaetoceras*-Arten (*criophilum*, Fig. 205 u. a.) bedingt ist. Daneben ist noch (Fig. 206) *Thalassiothrix antarctica* zu nennen, der sich *Synedra spathulata* anreiht.

Gleichmäßig zeigt sich jedenfalls an beiden Polen das starke Überwiegen der ozeanischen Phytoplanktonmengen im kalten Wasser gegenüber dem ärmeren Warmwasser. Damit stimmt auch die vielfach bestätigte Beobachtung der geringen Individuenzahl in der Diatomeenflora des Tropengürtels und der subtropischen Meere. Allerdings wird auch hier zeitweilig ein massenhaftes, monotones Diatomeenplankton beobachtet (Schröder), allein es scheint sich dabei hauptsächlich um Massenansammlungen neritischer Formen in Küstennähe zu handeln.

Um so bemerkenswerter ist der große Artenreichtum der Warmwasser-Diatomeen (Fig. 207). Als Leitpflanzen dürften *Antelminellia gigas*, *Planktoniella sol* und *Gossleriella tropica* zu verwerten sein.

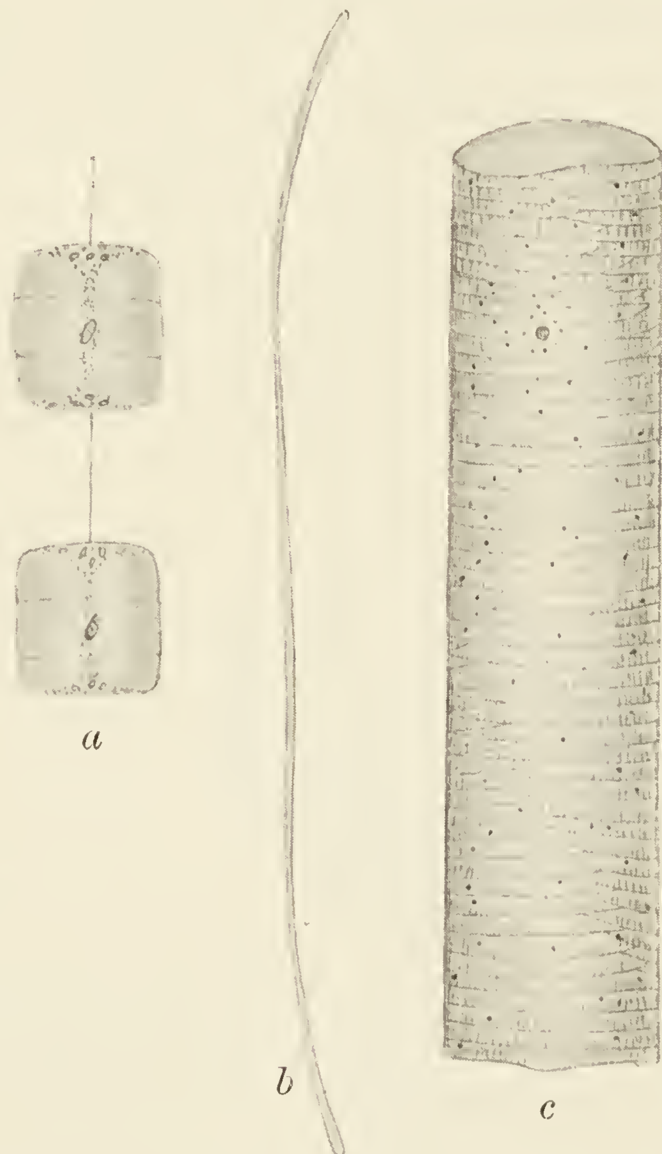


Fig. 206. Typen antarktischer Diatomeen. (Nach Karsten.)
a Thalassiothrix antarctica Schimper; b Synedra spathulata Schimper; c Dactyliosolen laevis Karsten.

Die Peridineen gehören im Gegensatze zu den Diatomeen hauptsächlich den wärmeren Meeren an und sind somit in gewissem Sinne geradezu Antagonisten der Diatomeen, doch fehlen auch den polaren

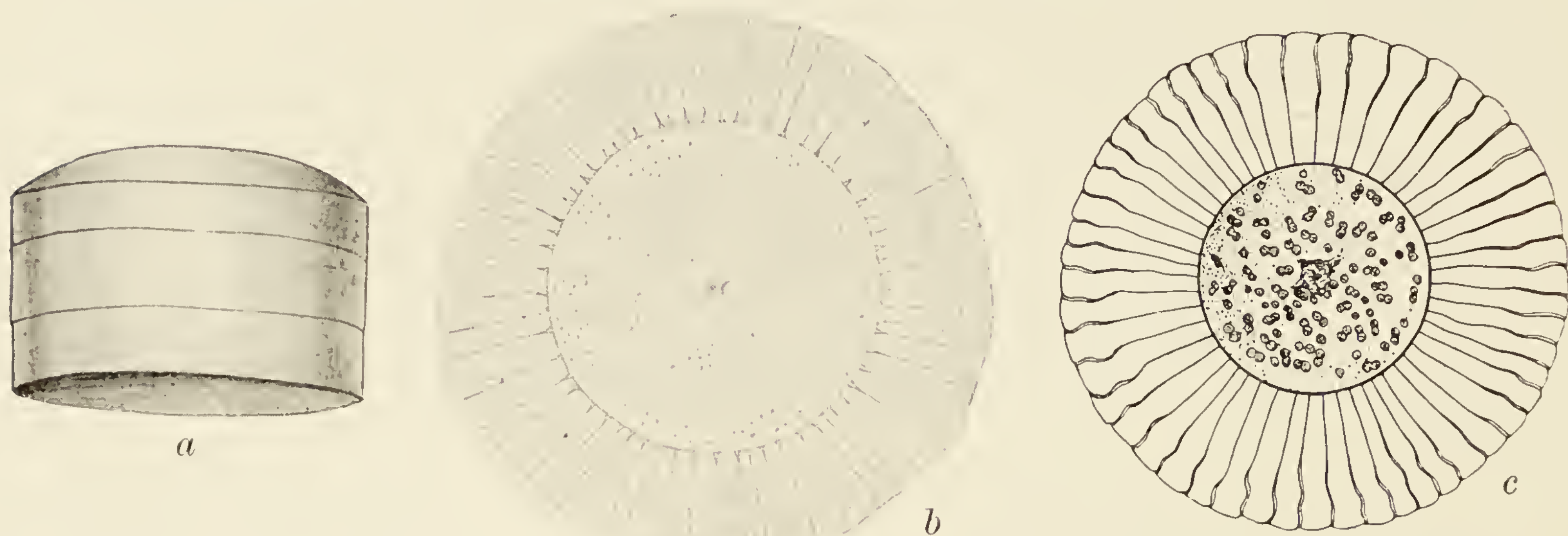


Fig. 207. Typen von Warmwasserdiatomeen. (Nach Schütt.)
a Antelminellia gigas (Castr.) Schütt; b Planktoniella sol (Wallich); c Gossleriella tropica Schütt.

Meeren Peridineen nicht durchaus. Die häufigste antarktische Form z. B. ist *Peridinium antarcticum* (Fig. 208).

Jedenfalls sind die Peridineen als „Leitformen" weit besser zu verwenden als die Diatomeen. Alle gemeineren Arten zeichnen sich dadurch aus, daß sie sehr regelmäßig verteilt sind, so daß man mit einfachen Hilfsmitteln klare Vorstellungen über ihre Verbreitung erhalten kann. Sie haben auch den großen Vorteil, daß sie das ganze Jahr hindurch im Plankton gefunden werden können, obschon selbstverständlich jede Art an jeder Lokalität ein ziemlich genau bestimmtes, jährliches Maximum hat. Gran, dessen Ausführungen wir hier wörtlich gefolgt sind, möchte die ozeanischen Peridineen des norwegischen Nordmeeres in 3 (bzw. 4) biologische Gruppen einteilen, in denen die wichtigsten Arten Leitformen und Charakterformen des nordischen Planktons darstellen.



Fig. 208. *Peridinium antarcticum Schimper.* (Nach Karsten.)

Dies wären:

1. Arktische Arten, in zwei Spezies vertreten, davon gehört *Ceratium arcticum* (Fig. 209) „zu den wertvollsten Leitformen des Gebietes".

2. Boreale Arten. Von den 8 Arten ist *Ceratium longipes* (Fig. 210) als Repräsentant dieser Gruppe anzusehen, wenn auch nicht als Leitform zu verwenden, da es im ganzen bezeichneten Gebiet vorkommt. Wohl aber ist weiter

südlich, schon bei den Faröer nach Ostenfeld das Auftreten des „Longipes-Planktons" ein sicheres Zeichen der vom Norden kommenden Strömungen.

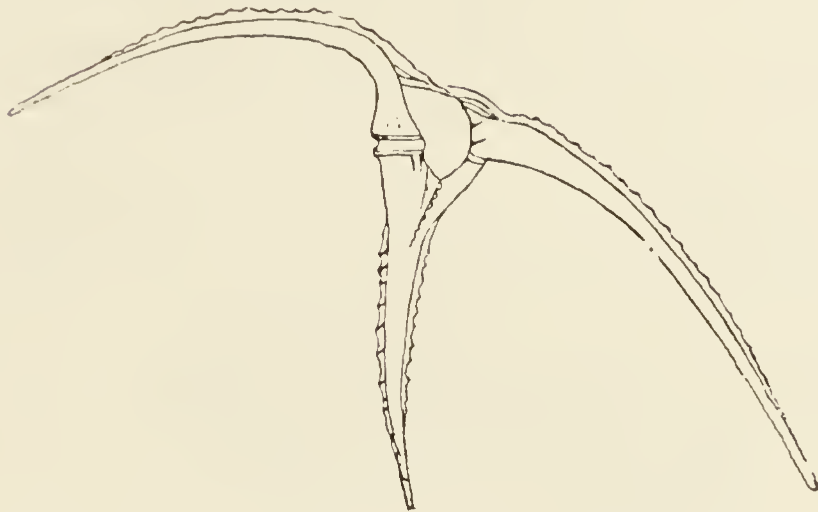


Fig. 209.
Ceratium arcticum (Ehrbg.) Cleve.
(Nach Gran.)

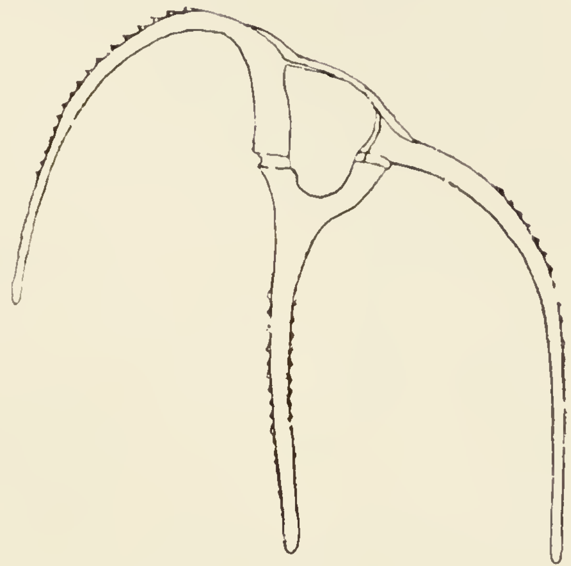


Fig. 210. *Ceratium longipes (Bailey) Gran var. oceanica Ostenfeld.* (Nach Gran.)

3. Temperiert-atlantische Arten, 12 an der Zahl; von ihnen ist *Ceratium macroceros* (Fig. 211) Repräsentant „für eine zahlreiche Gruppe, die im norwegischen Nordmeer nur im warmen ostatlantischen Strom vorkommt", während sich *Ceratium horridum* (= *intermedium*) (Fig. 212) dadurch auszeichnet, daß es im südwestlichen Teil des Gebietes relativ häufig vorkommt, dagegen an den norwegischen Küsten seltener ist als die anderen Arten. *Ceratium horridum* gehört zu den Leitformen in Ostenfelds „Scotica-Plankton", das für einen großen Teil des von ihm untersuchten Gebietes zwischen Schottland und Süd-Island im Sommer charakteristisch ist.

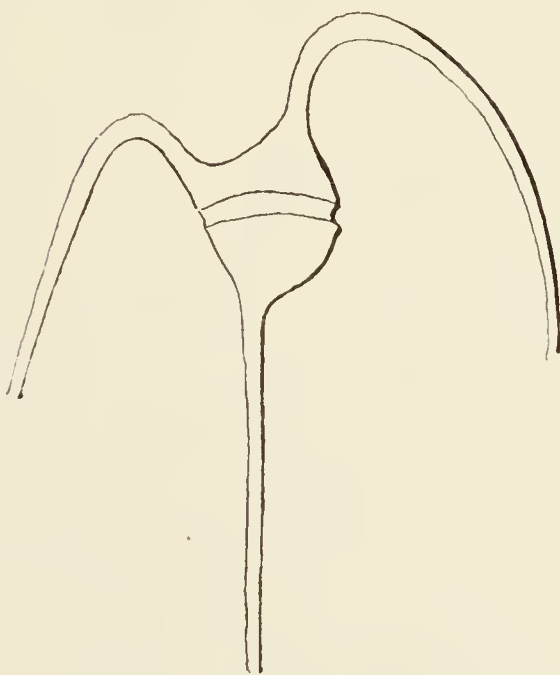


Fig. 211. *Ceratium macroceros (Ehbg.) Cleve.* (Nach Okamura.)

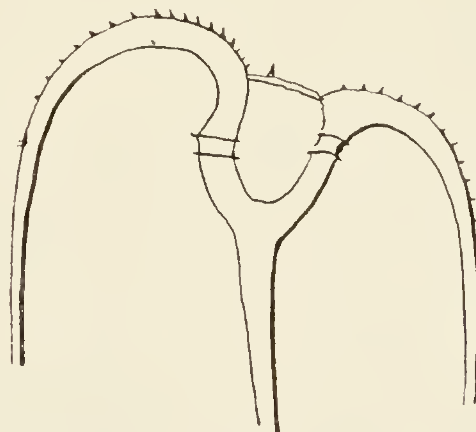


Fig. 212. *Ceratium intermedium (Jörgensen) Jörgensen (= C. horridum Gran).* (Nach Okamura.)

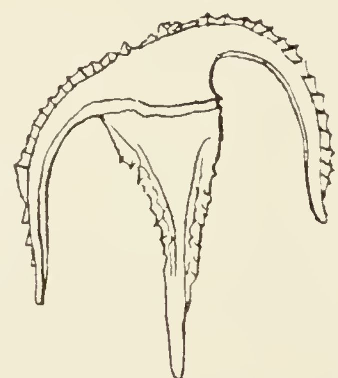


Fig. 213. *Ceratium compressum Gran.* (Nach Gran.)

4. Atlantische Warmwasserformen, von denen sich aber nur 5 Arten als seltene Gäste aus dem Süden in die norwegischen Nordmeere verirren. Als Repräsentant dieser Gruppe mag *Ceratium compressum* gelten. (Fig. 213.)

So wie die Diatomeen zeigen auch die Peridineen des tropischen und subtropischen Gebietes großen Artenreichtum und ein luxurierendes Wachstum.

Die Gattungen *Ornithocercus* (Fig. 83, S. 103), *Histoneis*, *Ceratocorys* (Fig. 214b), *Phalacroma* (Fig. 214a), *Amphisolenia* (Fig. 81, S. 102) mögen als die markantesten Vertreter der Warmwasserformen Erwähnung finden[1]). Dabei hat es den Anschein, als würde die

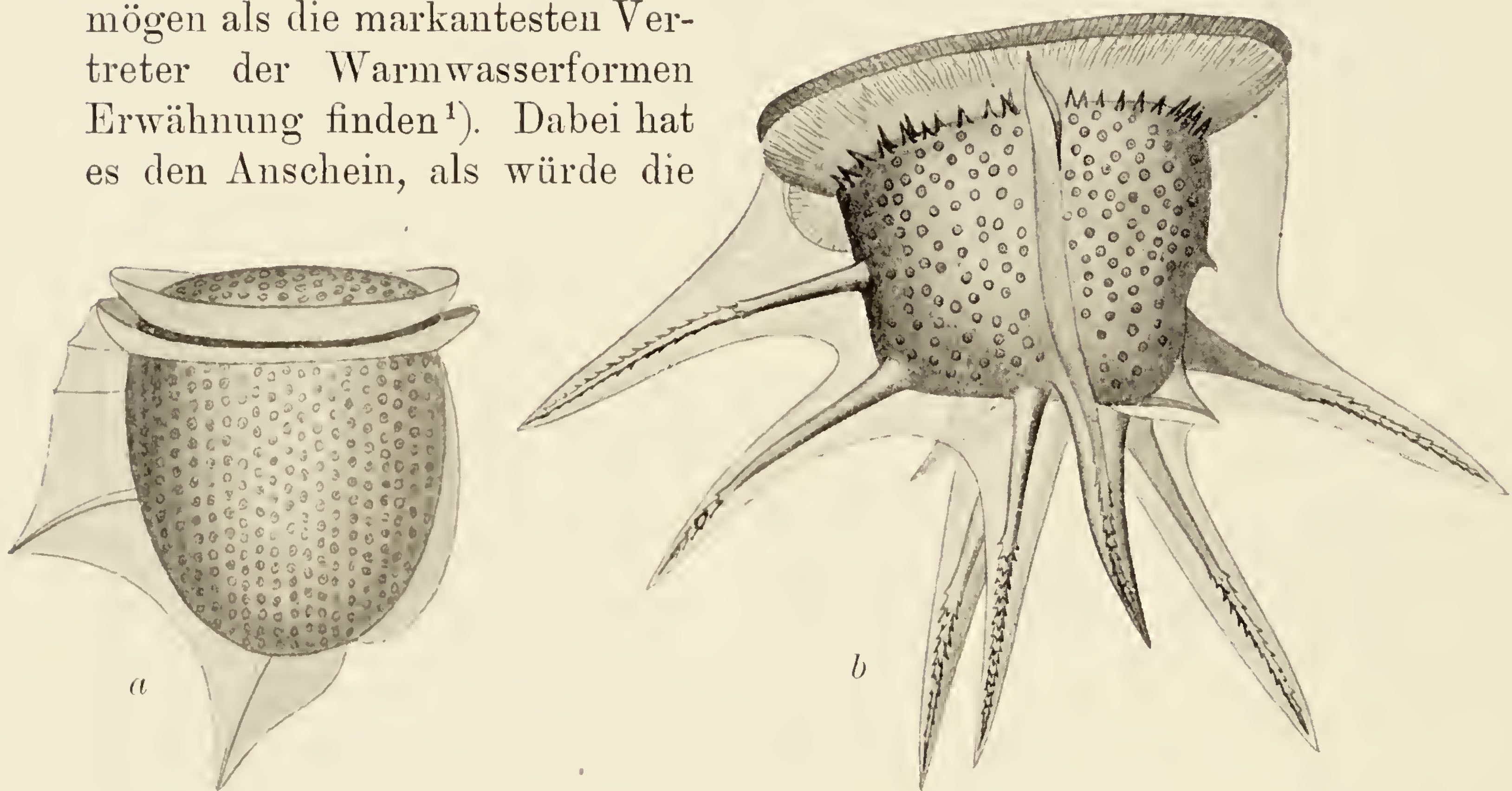


Fig. 214. Warmwasserperidineen. (Nach Karsten.)
a Phalacroma circumsutum Karsten; b Ceratocorys horrida Stein.

berühmte Anpassungsfähigkeit gewisser Ceratien es ermöglichen, für einzelne Strömungen oder doch Stromzirkel bestimmte *Ceratium*-Typen aufzustellen. Schütt stellte auf Grund der Untersuchungen der Plankton-Expedition elf solcher Typengruppen auf (Fig. 215) und findet u. a., daß die Typen IVa—IVc nordische sind, namentlich im nordöstlichen Atlantik vorkommen, spärlich aber auch noch im Floridastrom zu finden sind. Die Typen III, V—XI stellen typische Warmwasserformen vor, I und II kommen sowohl im Warm- wie im Kaltwasser vor. Die Ostsee beherbergt hauptsächlich die Formen IVa, IVb. IVc ist weniger konstant, findet sich beim Eintritt in den Ozean. Dabei ist IVa nur im Osten dominierend und wird im Westatlantik (Neufund-

1) Für Entz ist *Ceratocorys horrida* nur eine Wachstumsform von *Phalacroma jourdani*.

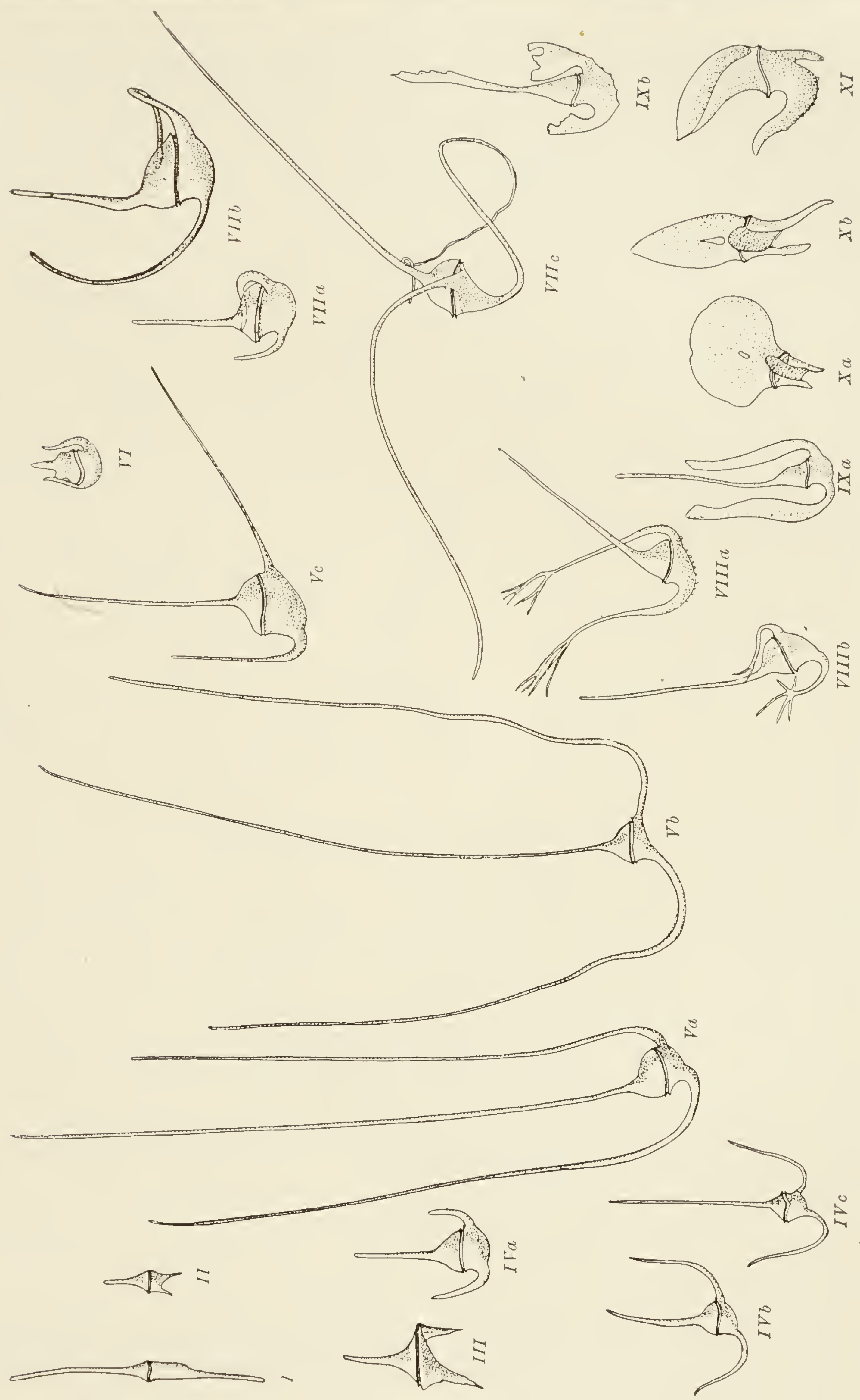


Fig. 215. Atlantische *Ceratium*-Typen. (Nach Schütt.)

land) vom Typus IVb verdrängt. Die größte Variation entwickelt *Ceratium* im Floridastrom und in der Sargassosee (Gruppe V—XI). Im reinen Tropenwasser fehlen die typischen NO-atlantischen Formen, z. B. IVa, oder sind doch wenigstens sehr selten. Auffallend ist die Peridineenentfaltung im Mittelmeer, die die größte Übereinstimmung mit der des Floridastromes und — bezeichnender Weise — der Sargassosee aufweist; so ist insbesondere hier wie dort die gleiche Variabilität der Arten von *Ceratium*, (z. B. *tripos* und *fusus*) bekannt worden: „Das Mittelmeer ist ein Appendix des warmen Floridastromes".

Über die geographische Verbreitung der durch ihre enorme Menge abgesunkener Skelette in den Bodenablagerungen aller Meere berühmten *Coccolithophoriden* (Fig. 1, S. 9) wissen wir heute nur, daß sie über alle Meere verbreitet sind und nur im rein polaren Wasser fehlen. *Coccolithophora* soll in den gemäßigten Gebieten ihre größte Entwicklung erreichen, *Rhabdosphaera* und *Discosphaera* auf das warme Gebiet beschränkt sein und nur bei einer Wassertemperatur von mehr als 18, 5° C vorkommen. (Lohmann.)

Dagegen dürften sich unter den Silicoflagellaten echte Kaltwasserformen finden lassen. Die Plankton-Expedition fischte von ihnen 140000 Individuen unter 1 qm Oberfläche in der Irmingersee, im Floridastrom und in der Sargassosee meist nur 10000, in den Äquatorialströmen nur gegen 1000 Individuen. (Schütt.)

Unter den Tintinnen scheinen die Dictyocysten dem arktischen Gebiet zu fehlen. Nächst den Diatomeen sind nach Laackmann große Tintinnen der wichtigste Bestandteil des antarktischen Planktons.

Unter den planktonischen Foraminiferen sind einige, wie *Globigerina bulloides* (Fig. 85, S. 104) und *Orbulina universa* sicher als kosmopolitisch anzusehen; bei anderen Arten wird die universelle Verbreitung nur aus den Grundproben erschlossen, da z. B. „im Norden noch verhältnismäßig wenig pelagisch auf Foraminiferen gefischt, während sehr viel gedretscht worden ist". (Rhumbler.)

Wieder von anderen Formen, wie z. B. *Globigerina aequilateralis*, können wir wohl als Verbreitungsgebiet die Warmwasserzone als sicher annehmen. Sehr verschieden weit polwärts scheinen die einzelnen *Pulvinulina*-Arten zu gehen.

Von den so überaus formenreichen Radiolariengruppen kann hier nur an einzelnen Beispielen die Art der geographischen Verbreitung besprochen werden.

Aus der Gruppe der Peripyleen sind die Sphaerozoen jedenfalls Warmwassertiere, dasselbe gilt von dem größten Teil der Acantharier (Fig. 216), deren äußerste Fundstellen aber immerhin unter

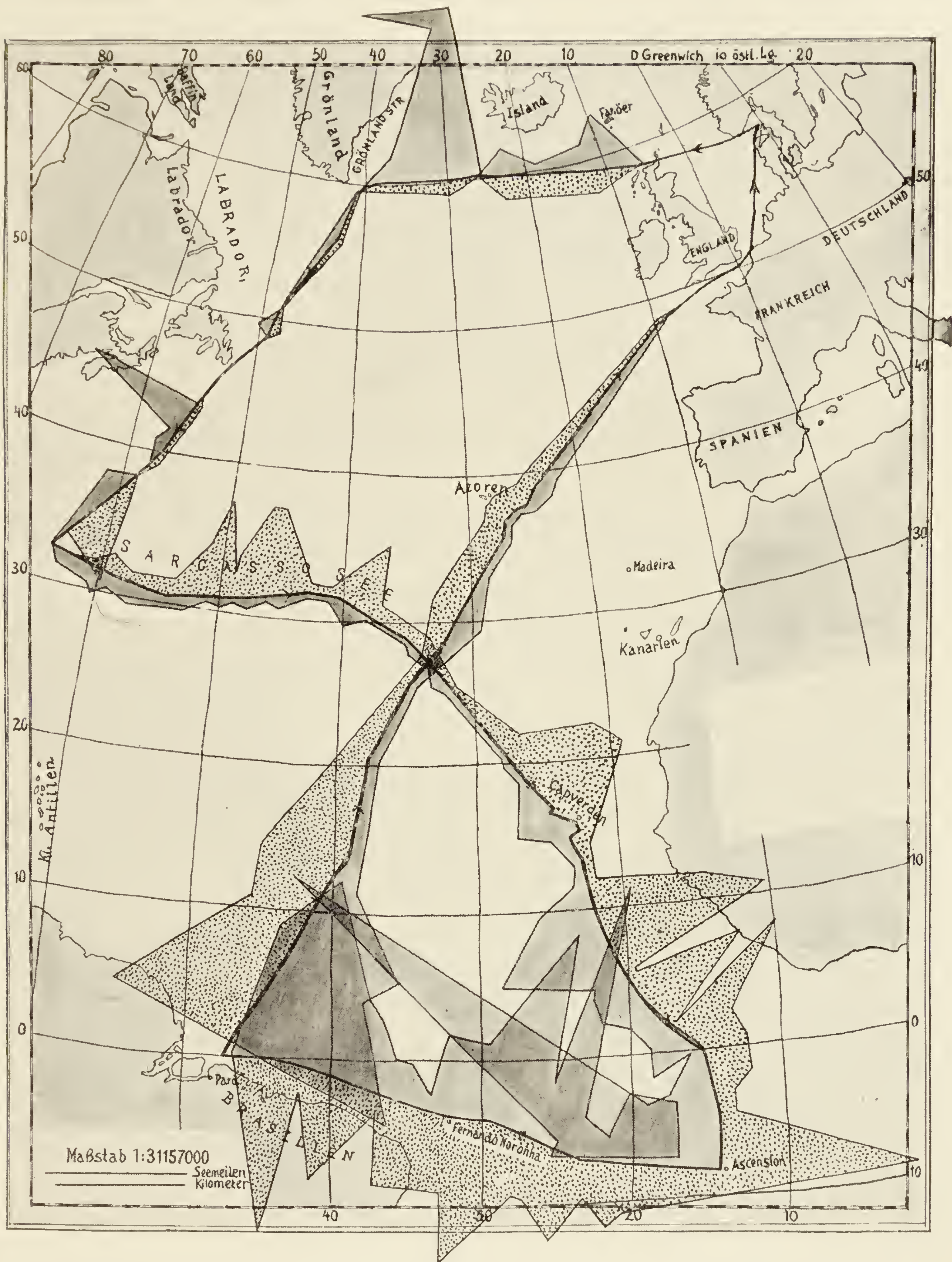


Fig. 216. Quantitative Verbreitung der Acanthometriden. (Nach Popofsky.)
Zahl der Spezies (punktiert); Zahl der Individuen (getont).

dem 80° n. B. (Spitzbergen nach Aurivillius) und 65° s. B. (Challenger-Expedition) liegen.

Über die Nassellarier liegen noch zu wenig brauchbare Daten vor, dagegen wissen wir derzeit schon Genaueres über die Verbreitung der Tripyleen.

Haecker glaubt bei den Tripyleen im allgemeinen einen scharfen Gegensatz zwischen Kalt- und Warmwasserformen feststellen zu können, und zwar bilden der 40° n. und s. Br. die Grenzen für das Verbreitungsgebiet der sogenannten Warmwasserformen. Innerhalb dieser Grenzen leben nach Borgert z. B. die Atlanticelliden und zwar in tieferen Schichten. Beachtenswert sind schließlich die bipolaren Kaltwasserformen, die im südlichen und nördlichen Eismeer vorkommen, und die unipolaren, die nur auf das eine der beiden Polarmeere beschränkt sind.

Kosmopolitisch endlich ist die eigenartige *Sticholonche zanclea* (O. Schröder).

Unter den craspedoten Medusen (Karte, Fig. 217) kommen hier für uns hauptsächlich nur die Trachymedusen als ausschließliche Hochseehydromedusen in Betracht. Die Trennung zwischen Warm- und Kaltwasserbewohnern, im Nordatlantik durch den 40° n. B. (oder nach Vanhöffen an der europäischen Küste schon beim 50° n. B.) gegeben, ist hier scharf durchgeführt, so daß Maaß den Satz aussprechen konnte: „Keine Craspedotenart, die sich nördlich vom Florida- und Golfstrom findet, kommt südlich desselben vor und umgekehrt.“

Für die acraspeden Medusen oder Acalephen mag im allgemeinen gelten, daß die Charybdeiden in einem äquatorialen Gürtel zwischen 30° n. B. und 30° s. B. leben und darüber und darunter sich die Wohngebiete der übrigen Incoronaten befinden. Mit Ausnahme der *Charybdea marsupialis*, die etwas höher bis ins Mittelmeer aufsteigt, gehören somit die Charybdeiden völlig dem Gebiete der Äquatorialströmungen an; sie sind „an die Küste gebundene Warmwasserformen“. Für die Acathammaten stellte Vanhöffen fest, daß „die Rhizostomen im allgemeinen warme Meere lieben, während die Semaeostomen in gemäßigten Zonen stärker vertreten sind. Damit hängt wohl zusammen, daß jene reich gegliederte Küsten, diese mehr das freie Meer bevorzugen“.

Bei den Siphonophoren lassen sich nach Chun zoogeographisch wohl nur Warm- und Kaltwasserformen unterscheiden.

Unter den Ctenophoren ist *Cestus veneris* eine Charakterform des atlantischen und mediterranen Warmwassers (die nach N. Wagner im Weißen Meer bei den Solowetzkischen Inseln im Sommer häufigen Venusgürtel könnten wohl nur einer anderen Art angehören!), wie denn überhaupt das Gros der Ctenophoren dem warmen Stromgebiet

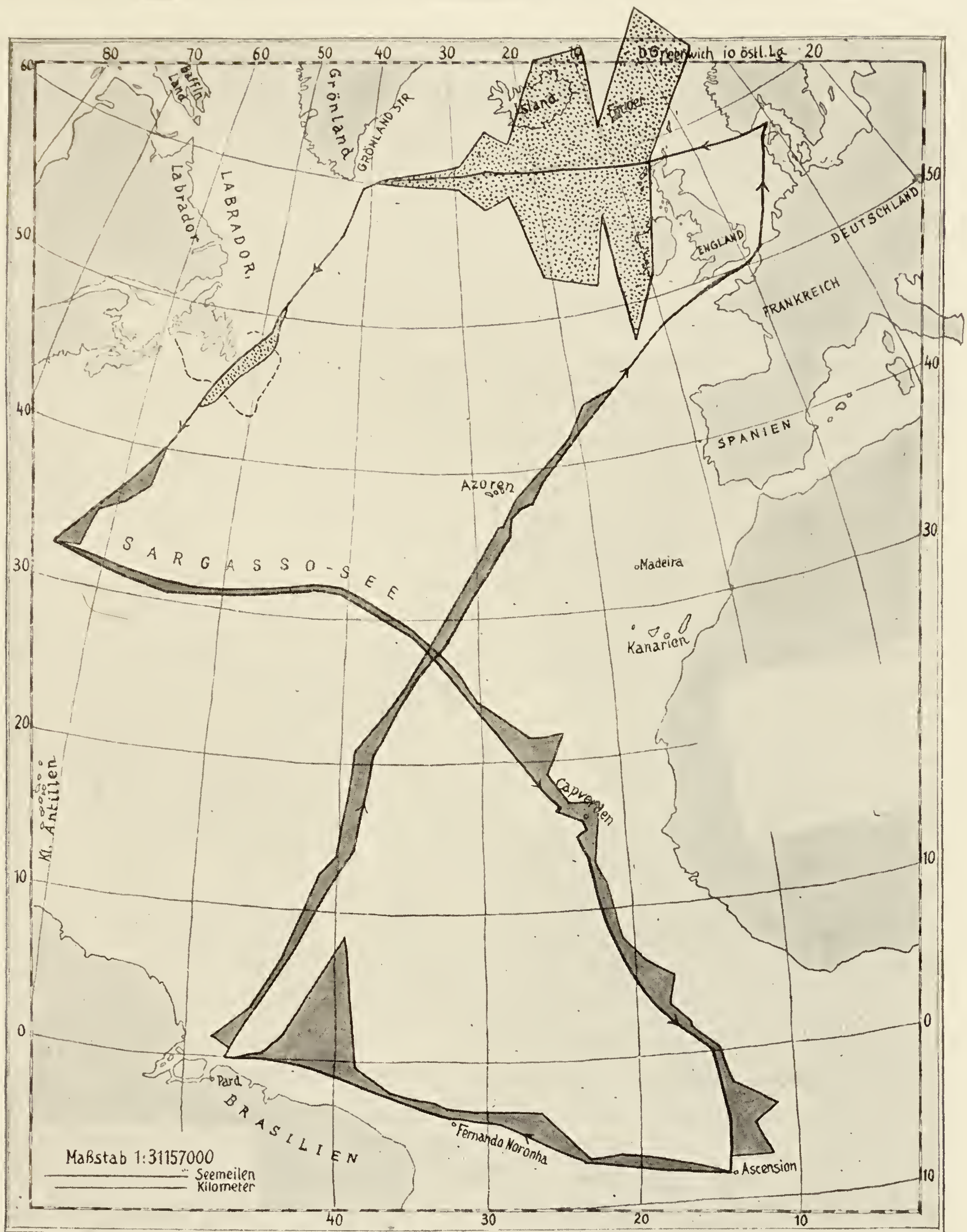


Fig. 217. Quantitative Verbreitung einiger craspedoter Medusen. (Nach Maas.)
Aglaura hemistoma (getont); *Aglantha digitalis* (punktiert).

angehört. Die Polargebiete sind durch eine reiche Individuenzahl dreier charakteristischer Arten (*Martensia ovum, Pleurobrachia pileus, Bolina infundibulum*) ausgezeichnet. *Beroë cucumis* ist nach Moser kosmopolitisch.

Die meisten planktonischen Actinienlarven sind von den Tropen bekannt, wo die Cerianthariеn einen großen Reichtum an Larvenformen entwickelt haben (Carlgren).

Noch weniger als die eben erwähnten gehören die Echinodermenlarven dem eigentlichen Hochseeplankton an; in der Antarktis fehlen, wie es scheint, Echinodermenlarven überhaupt.

An Wurmlarven ist der nördliche Nordatlantik bis zum 40° n. B. arm, besonders reich aber im Warmwassergebiet die Sargassosee und die Partie von Ascension nach Amerika (Haecker).

Pelagische Polycladen wurden vom „National" nur an zwei Punkten gefunden: südlich von Neufundland und in der Gegend zwischen den Cap Verden und Ascension (Plehn).

Unter den pelagischen Polychaeten (Karte, Fig. 218) ist die Phyllodocide *Phalacrophorus borealis* nur bei Grönland und Neufundland gefischt worden, *P. pictus*[1]) und *uniformis* nur im Warmwasser vom 40° n. B. ab und zwar auffallend gleichmäßig zahlreich in den warmen Strömen.

Die geringen Quantitäten im SO des Untersuchungsgebietes sind wohl auf Rechnung des kühlen Benguelastromes zu setzen, und auffallend arm ist auch die Sargassosee (Reibisch).

Die marinen Rotatorien haben sich nach Zelinka als größtenteils neritische Planktonten gezeigt; nur in der Irmingersee wurden sie von der Plankton-Expedition in enormen Mengen gefangen (*Synchaeta atlantica* und *Rattulus henseni*).

Von den Chaetognathen sind einige, wie *Sagitta hexaptera, serratodentata, bipunctata* kosmopolitisch, andre wie z. B. *Sagitta arctica* spezifisch polar zu nennen (Strodtmann).

Aus der großen Gruppe planktonischer Crustaceen kann nur von einigen der wichtigeren Typen die geographische Verbreitung besprochen werden.

Unter den Cladoceren (Karte, Fig. 219) sind von der Plankton-Expedition beispielsweise *Evadne nordmanni* und *Podon intermedius* nur nördlich vom 40° n. B. gefunden worden, *Evadne tergestina* sonderbarerweise nur bei den Bermudas und im Nordäquatorial. *Evadne spinifera* wurde in größter Menge in der Sargassosee gefischt (Hansen) und scheint auch in der Adria die häufigste Cladocere zu sein.

Die Ostracoden lassen sich im Atlantik in nordische Arten (zwischen etwa 30°—60° n. B.) und Warmwasserformen sondern. Für die ersteren sind *Conchoecia obtusata* und *borealis* typisch. Besonders

1) Nur ein Exemplar ist aus der Irmingersee bekannt.

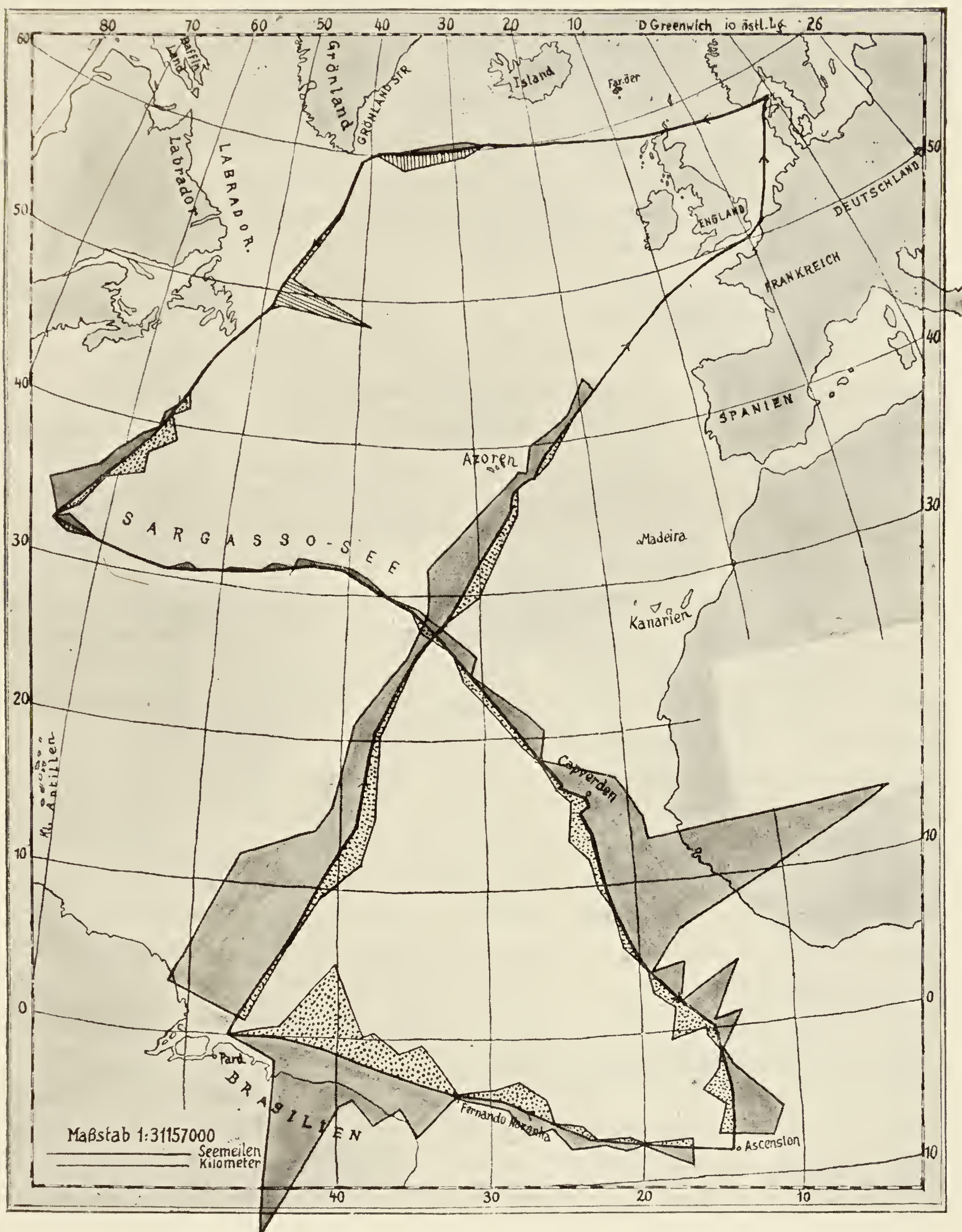


Fig. 218. Quantitative Verbreitung einiger Polychaeten. (Nach Reibisch.)
Phalacrophorus borealis (schraffiert); *P. uniformis* (punktiert); *P. pictus* (getont).

individuenreich waren die Fänge im Floridastrom, in der Irmingersee und bei Neufundland (Vávra).

„Die Formen der Arktis haben sämtlich nahe Verwandte auf der

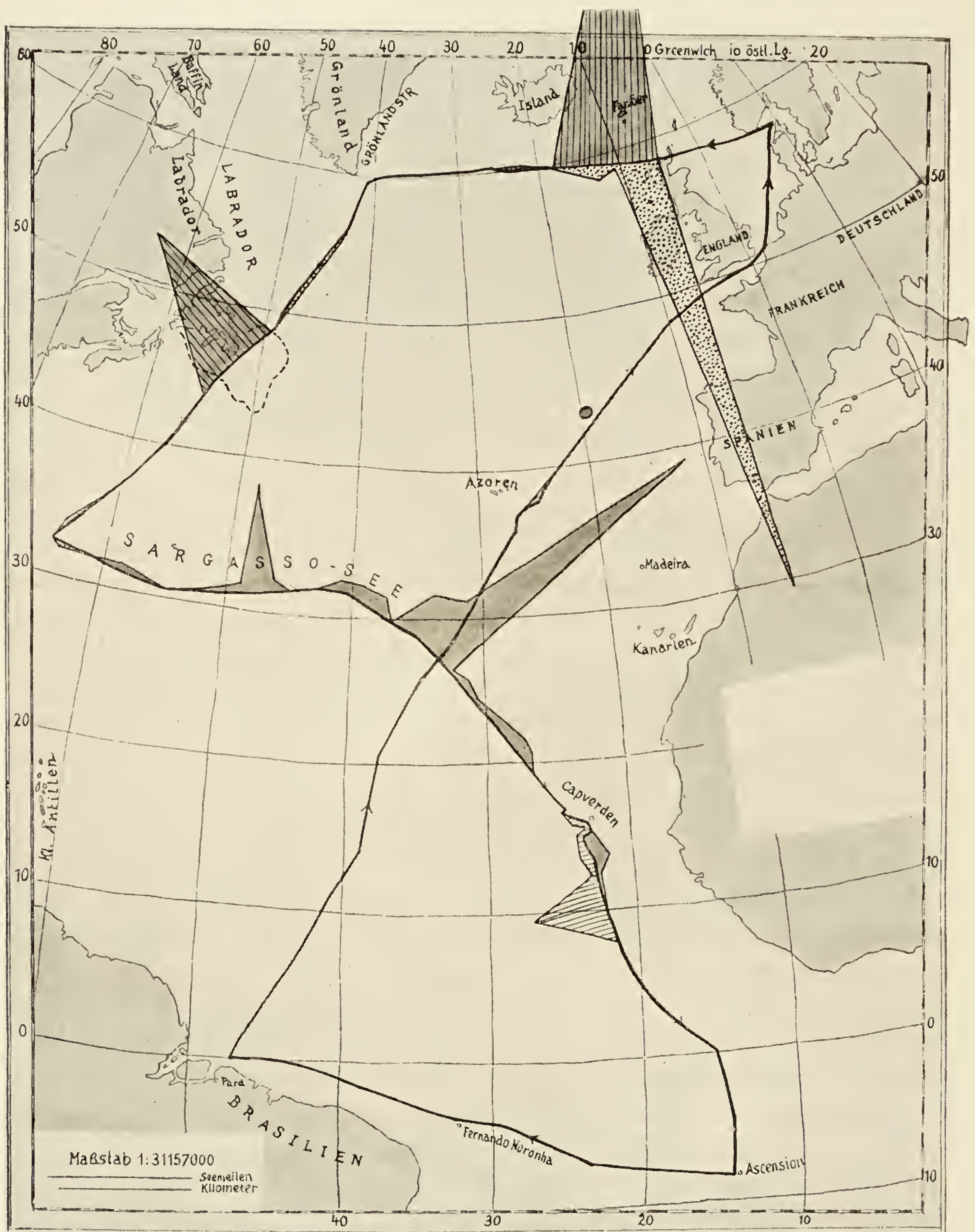


Fig. 219. Quantitative Verbreitung einiger Cladoceren. (Nach Hansen.)
Podon intermedius (punktiert); *Evadne nordmanni* (schraffiert und getont); *Evadne spinifera* (getont); *Evadne tergestina* (schraffiert).

südlichen Halbkugel, die der Antarktis nur eine solche auf der nördlichen." Die Antarktis ist artenreicher. Südlich vom 60° s. B. wurden noch *Conchoecia belgica* und *Euconchoecia lacunosa* gefunden (Müller).

Aus der geographischen Verbreitung der erwachsenen Cirripedien dürfen wir auf eine große Mannigfaltigkeit ihrer Larven im Warmwasser schließen. Alle von der Plankton-Expedition in größerer Entfernung (mindestens 20 Meilen) vom Land erbeuteten Larven gehörten Tieren an, die an im Meere treibende Gegenstände oder an Schiffe sich anzuheften pflegen (Hansen).

Von allen planktonischen Tieren des Ozeans dürften sich die Copepoden am besten für zoogeographische Studien eignen, sowohl wegen ihrer allgemeinen Verbreitung als auch ihrer Häufigkeit wegen. Das eigentliche arktische Gebiet wurde erst seit Nansens Nordpolfahrt untersucht, von den übrigen Expeditionen aber nur in seinen Ausläufern, den Polarströmen oder in Mischgebieten die Copepodenfauna festgestellt, als deren Vertreter *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa*, *Euchaeta norvegica* u. a. gelten (Mrázek). Jedenfalls beherbergt das arktische Gebiet nur wenige, meist große Spezies, diese aber in außerordentlicher Individuenzahl.

An das hochnordische Gebiet schließt sich nach Dahl ein zweites an, das man als gemäßigtes Gebiet bezeichnen kann. Es reicht an der nordamerikanischen Küste südwärts bis zum Floridastrom, an der europäischen reicht es etwas über die Südspitze von England hinaus.

Das subtropische Gebiet, als dessen Mittelpunkt das Sargassomeer anzusehen ist, erstreckt sich von hier nach NO namentlich ins Mittelmeer. Das folgende tropische Gebiet umfaßt die drei äquatorialen Strömungen. Auf der südlichen Halbkugel folgt, wie wir auf Grund der Untersuchungen der Valdivia-Copepoden anzunehmen berechtigt sind, ein umfangreiches notales Gebiet, darauf ein schmales Übergangsgebiet etwa zwischen dem 30° und 40° n. B. Aus dem eigentlichen antarktischen Gebiet, innerhalb des südlichen Polarkreises, haben wir erst durch die „Belgica-Expedition" in der Giesbrechtschen Copepodenbearbeitung die ersten, zuverlässigen Daten erhalten. Die Sammlung dieser Expedition besteht zum Teil aus neuen Arten, zum Teil aus solchen, weitverbreiteten Arten, welche auch im höchsten Norden vorkommen oder mit nordischen Arten nahe verwandt sind. Nur ein geringer Teil von ihnen stimmt mit Arten überein, die in beschränkteren Bezirken der warmen oder südlichen Meeresteile gefunden wurden. Ich möchte hier noch daran erinnern, daß von der „Valdivia" eine Anzahl typischer, antarktischer Copepoden (*Rhincalanus grandis*, *Heterorhabdus austrinus*) unter dem 42° s. B. in 1600 und 1000 m Tiefe gefangen wurden, welche die „Belgica" viel südlicher, unter dem 70. Grad, nahe der Oberfläche gefischt hatte.

Nur über ein einziges Copepodengenus, die typische, zircum-

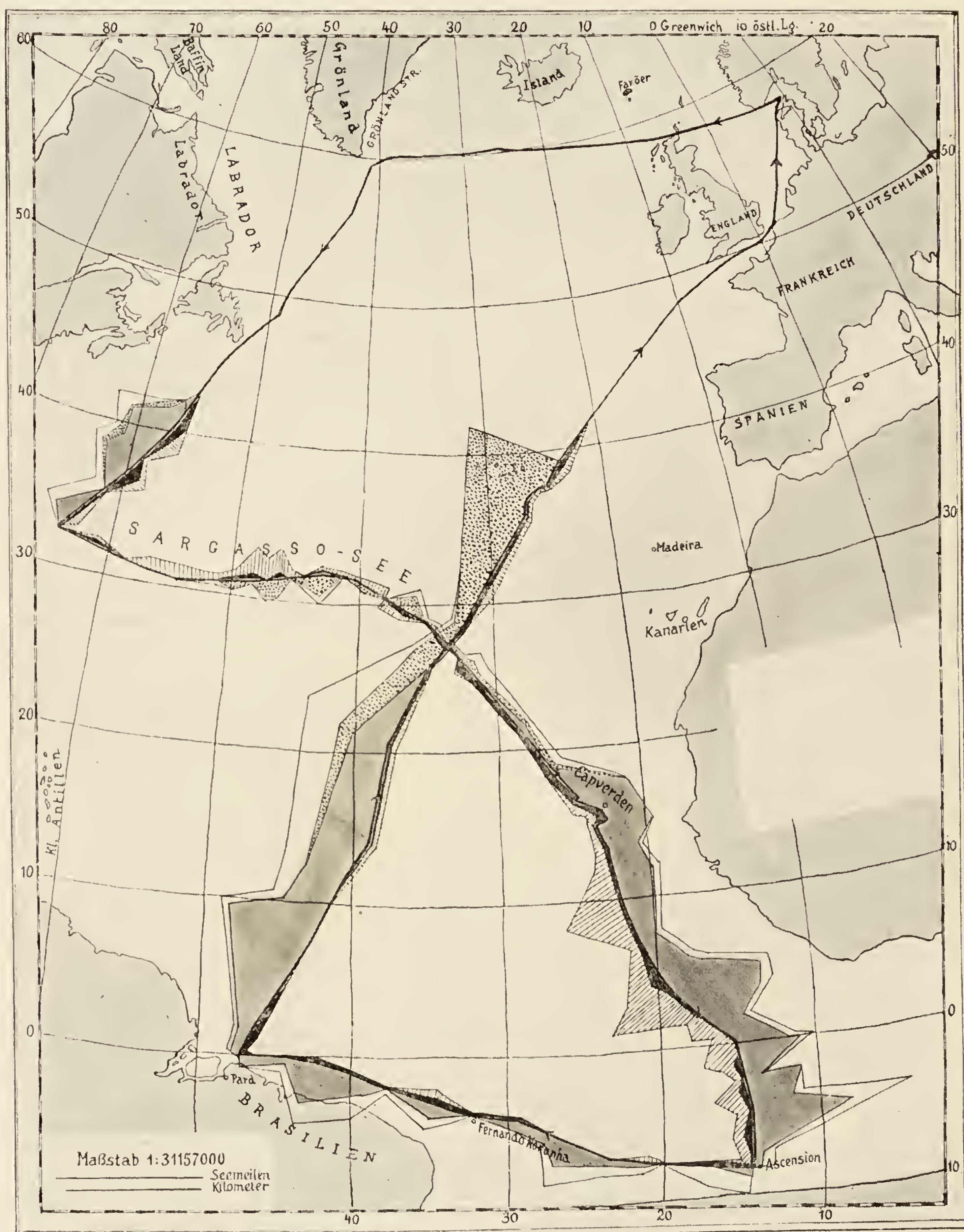


Fig. 220. Quantitative Verbreitung einiger Copepoden. (Nach Dahl.)
Copilia mirabilis (getont); *C. mediterranea* (punktiert); *C. vitrea* (schwarz); *C. lata* (weiß); *C. quadrata* (schraffiert).

tropische Warmwasserform *Copilia* (Fig. 14, S. 40), können genauere statistische Daten über die Verbreitung im Atlantik und Indik gegeben werden.

Das Verbreitungsgebiet dieser Gattung reicht im Atlantik bzw. Indik vom 43° n. B. bis zum 40° s. B. (Karte, Fig. 220).

Namentlich *Copilia vitrea*, in zweiter Linie *C. lata*, zeigen innerhalb dieser Zone die weiteste Verbreitung. Ausschließlich auf das tropische Gebiet der drei äquatorialen Strömungen beschränkt ist *C. mirabilis*. Ihr auffallend häufiges Vorkommen noch im Floridastrom erklärt Dahl aus den hohen Temperaturen, die dort vom „National“ angetroffen worden waren. Für das nordatlantische, subtropische Gebiet ist *Copilia mediterranea* charakteristisch, die im Mittelmeer bis in die nördlichste Adria vordringt. Sie wurde auch in dem entsprechenden notalen Teil des Atlantik und im Südindik wiedergefunden. In dem „Übergangsgebiet“ der südlichen Hemisphäre, etwa zwischen 30°—40° s. B. tritt dann als südlichste *Copilia* eine Verwandte der *Copilia mediterranea*, die *Copilia hendorffi*, auf, die somit auf der nördlichen Halbkugel fehlt.

Auch die Amphipoden dürften im Warmwasser zu größter Entfaltung kommen.

Unter den Schizopoden sind die Euphausien größtenteils auf die tropischen und subtropischen Meere beschränkt.

Echt nordische Schizopoden sind *Nyctiphanes norvegicus* und *Thysanoëssa longicaudata*.

So wie die Euphausiden und Mysiden bevorzugen auch die Sergestiden die warmen Meere.

Die äußerst gleichmäßige Verteilung des *Lucifer reynaudi*, einer typischen Warmwasserform, war schon Brandt aufgefallen.

Die geographische Verbreitung der litoralen Gastropodenlarven (Karte, Fig. 221) erfolgt in den Kaltwassergebieten nur der Küste entlang, im Warmwasser dagegen treffen wir in vielen Fällen ozeanische Formen an. Fast alle pelagischen Gastropoden und auch die einzige, eupelagische Muschel *Planktomya* sind echte Warmwasserformen.

Die Muschellarven gehen dagegen auch in kälteres Wasser.

Während die Heteropoden wohl ausschließliche Warmwassertiere sind, erreichten die Pteropoden während der Planktonexpedition in quantitativer Hinsicht im Norden und zwar in der Irmingersee ihr Maximum. Um so größer ist dafür wieder der Artenreichtum im Warmwassergebiet (Schiemenz).

Verhältnismäßig gut sind wir auch über die geographische Verbreitung der Tunicaten, speziell der Copelaten orientiert.

Auch bei ihnen kann man scharf Bewohner der kalten und solche der warmen Ströme unterscheiden. Keine einzige Art ist beiden Stromgebieten gemeinsam. In quantitativer Hinsicht wurde während

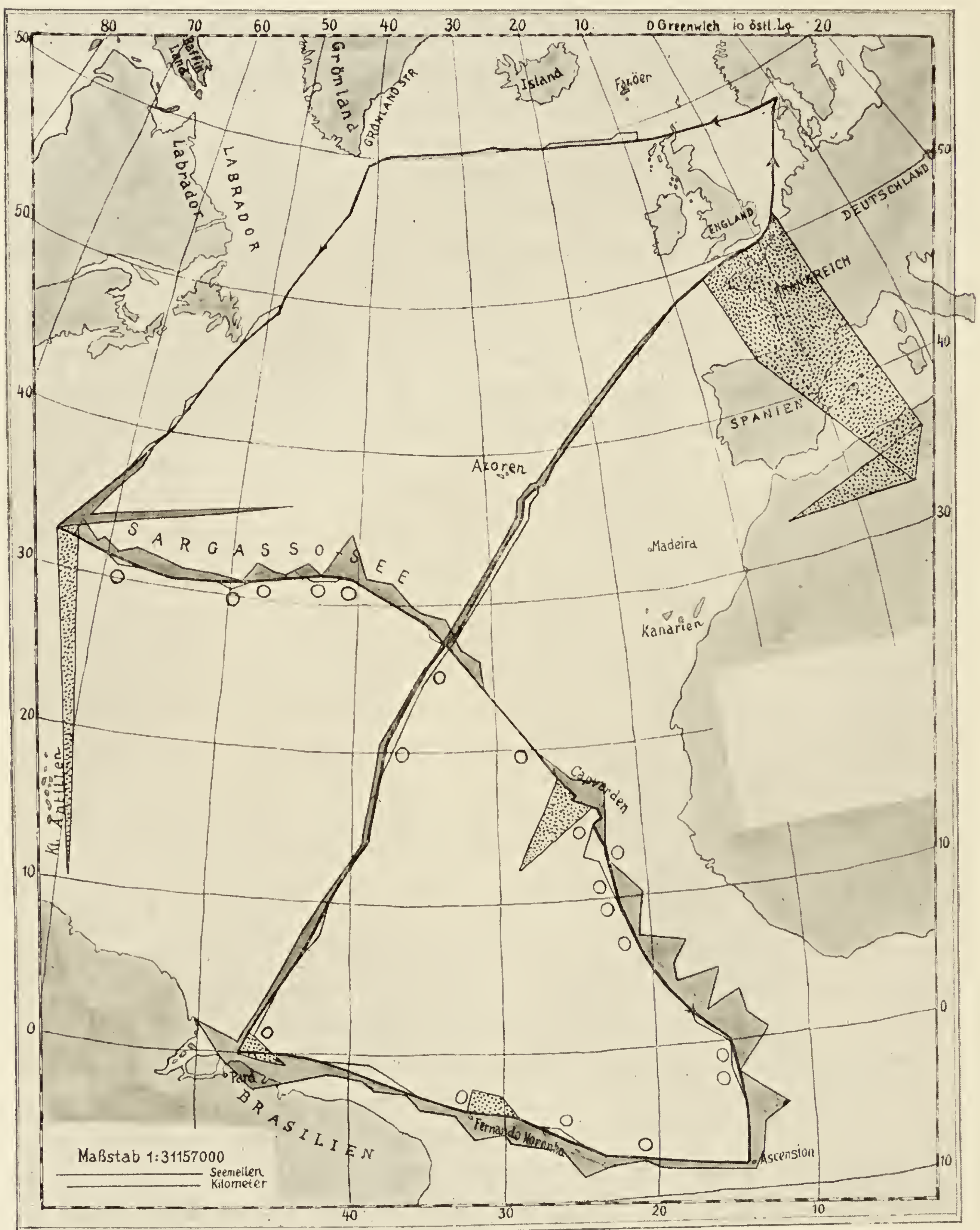


Fig. 221. Quantitative Verbreitung der Mollusken. (Nach Simroth.)
Gastropodenlarven (getont); Muschellarven (weiß = $^1/_4$ mm Ordinate = 10 Expl.);
(punktiert = $^1/_2$ „ „ = 100 „)
Planktomya henseni (1 Ring je 1—3 Exemplare).

der Planktonexpedition ein großes Maximum von Fritillarien in der Irmingersee konstatiert, während im Warmwasser die Oikopleuren

entschieden überwiegen. In den Polarregionen finden wir nur Vertreter dieser beiden arten- und volkreichsten Gattungen: die übrigen sieben artenarmen Genera sind auf das Warmwasser beschränkt. Die einzige wirklich bipolare Appendicularie ist *Fritillaria borealis* und zwar in der Form *typica*, während eine forma *sargassi* im Warmwassergebiet aller drei Ozeane lebt, eine forma *intermedia* aber im Mischgebiet warmer und polarer Ströme, im Mittelmeer und in Melanesien auftritt.

Ausschließlich auf das tropische und subtropische Gebiet beschränkt sind die Pyrosomen.

Auch die Doliolen sind in ihrer horizontalen Verteilung wesentlich von der Temperatur beeinflußt, indem die Orte größten Artenreichtums auch solche maximaler Temperaturen sind.

Schließlich sind auch die Salpen „typische Hochseebewohner, die zum größten Teil in warmem Wasser leben, während nur wenige Arten an kälteres oder kaltes Wasser gebunden sind“.

Bezüglich der planktonischen Fischeier (Jungfische dürften sich ähnlich verhalten) konnte Lohmann eine bedeutende Armut des Warmwassergebietes feststellen (Karte, Fig. 222).

Lohmann hat für die einzelnen durchforschten Gebiete Durchschnittswerte berechnet. Es kommen pro 1 qm Oberfläche:

In der westlichen Ostsee	5—65 Eier
In der Nordsee	138—181 „
In der Golfstromtrift etwa zwischen Schottland und westlich von Rockall	0—60 „
In der Irmingersee, den Grönland-, Labrador- und Floridaströmen	0 „
In der Sargassosee	0—1 „
Im Nordäquatorialstrom	0—11 „
Im Guineastrom	0—8 „
Im Südäquatorialstrom.	0—51 „

Während wir also in der Nordsee im Durchschnitt unter 1 qm Oberfläche auf 150 Fischeier rechnen können, werden wir im äquatorialen Atlantik im besten Falle nur den dritten Teil davon antreffen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß die Fischeier in der Mehrzahl an die Küste gebunden sind, sonach eigentlich zum neritischen Plankton gehören. Es ist somit sowohl im Norden wie im Äquatorialgebiet das Küstenwasser des Atlantik reicher an Fischeiern als die Hochsee; aber im warmen Gebiet erscheint nach Lohmann der Unterschied geringer. Unter den ozeanischen Fischeiern des Warmwassers sind die der Exocoeten, der „fliegenden Fische“, die in über 40 Arten im Pelagial der tropischen und subtropischen Meere leben, und die der

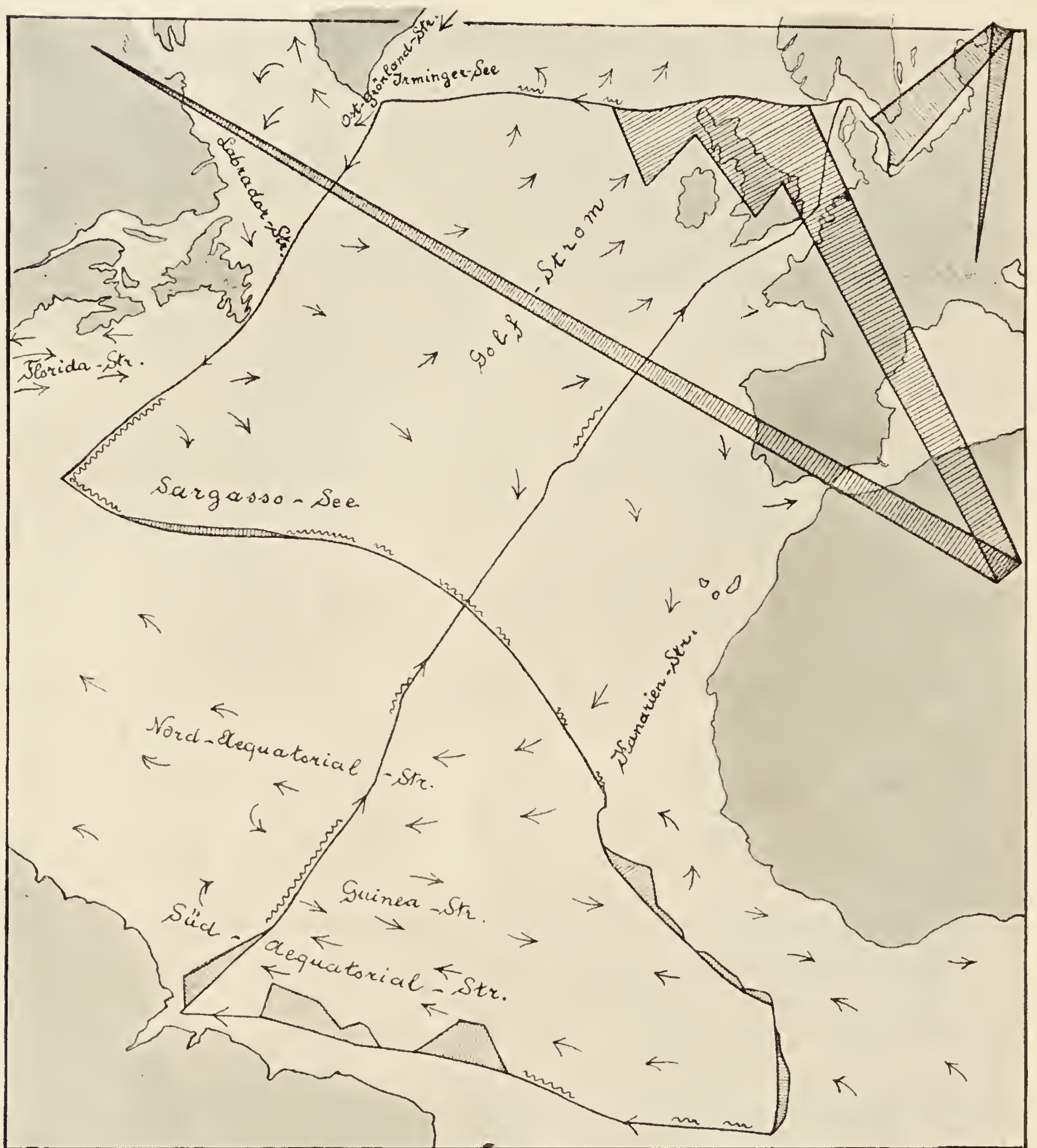


Fig. 222. Quantitative Verbreitung planktonischer Fischeier. (Nach Lohmann.) Mengen der mit dem quantitativen Netz gefangenen Eier (schraffiert); Fischeier mit den Vertikalnetzen gefangen; nicht quantitativ (Wellenlinie).

Scomberesox-Arten, der Makrelenhechte, die häufigsten. Einen gewissen Anhaltspunkt für die horizontale Verteilung der Fischeier wird uns das Vorkommen der erwachsenen pelagischen Fische geben. Dahl achtete während seiner Reise nach dem Bismarckarchipel auf die Häufigkeit der fliegenden Fische und kam dabei zu folgendem Resultate: Eine obere Temperaturgrenze für ihr Vorkommen gibt es nicht, denn bei der hohen Temperatur des Oberflächenwassers von 31,5° C waren sie noch recht zahlreich. Als Temperaturminimum gibt Dahl

25° C an, doch fand ich, allerdings sehr selten, Exocoeten sogar noch in der nördlichsten Adria, also bei noch etwas tieferer Temperatur und in flachem Wasser. Im allgemeinen meiden die Flugfische aber flaches Wasser, und da meist ein flacher Gürtel das Land umgibt, auch die unmittelbare Nähe der Küste. Als Grund könnten die schädlichen, dem Küstenwasser beigemengten Fremdkörper angesehen werden.

Nach der von Ehrenbaum gegebenen Zusammenstellung dürfte kaum ein halbes Dutzend von Jungfischarten im arktischen Plankton leben; aus der Antarktis führt Dollo nur zwei pelagische Fische an, *Scopelus antarcticus* und *Pleurogramma*, die innerhalb des südlichen Polarkreises von der „Belgica" gefunden wurden. Bipolarität könnte nur für die beiden sehr nahe verwandten Arten *Myctophum arcticum* und *parallelum* angenommen werden (Brauer).

Die Hauptmasse der superfiziellen wie der bathypelagischen Fische ist jedenfalls auf die wärmeren Zonen beschränkt. Bezüglich der horizontalen Verbreitung der pelagischen Tiefseefische kommt Brauer zu dem Resultate, „daß es auch heute in dem Bathypelagial verschiedene Lebensbezirke, wenn auch nicht in so hohem Grade wie in bezug auf das Benthos, geben muß, doch kann die Richtigkeit dieser Ansicht erst durch künftige Expeditionen erwiesen werden." Auffallend ist, daß z. B. die früher schon erwähnte gemeine *Cyclothone livida* ausschließlich an der westafrikanischen Küste gefunden wurde.

* * *

Wir haben uns in der Darstellung der horizontalen Verbreitung des ozeanischen Planktons fast ausschließlich auf den Atlantik beschränken müssen, dessen Nordhälfte am besten durchforscht ist. Nur gelegentlich konnte auch der Indik zum Vergleich herangezogen werden, während wir über die geographische Verbreitung des pazifischen Planktons am schlechtesten unterrichtet sind. Indessen lassen die wenigen Stichproben heute schon erkennen, daß sowohl an den Polen wie am Äquator ein fast ausnahmslos einheitliches Plankton alle Meere belebt: es ist in der Arktis und Antarktis zirkumpolar, in den Warmwassergebieten zirkumäquatorial, und auch in den Übergangsgebieten dürfte die Zahl der universell verbreiteten Arten sich mit der fortschreitenden Erforschung des Hochseeplanktons noch erheblich vergrößern.

Mit großer Schärfe heben sich aus allen Detailuntersuchungen als drei Hauptbezirke des Hochseeplanktons: das Warmwassergebiet und das nördliche und südliche Kaltwassergebiet ab, die durch die Übergangsgebiete der gemäßigten Zonen voneinander geschieden sind.

Fig. 223. Die wichtigsten Meeresströmungen und die Hauptregionen des ozeanischen Planktons. (Nach Meisenheimer.)

Ferner hat sich eine so große Abhängigkeit der verschiedenen Bezirke des „Pelagials" von den Meeresströmungen ergeben, daß die Verbreitung des Planktons geradezu nur durch das Studium der großen Zirkelströme verständlich wird.

Die Mehrzahl der Planktonten, die an die Berührungsstelle zweier Ströme mit heterogenen Lebensbedingungen getrieben werden, sterben

sofort ab, und ein dichter kontinuierlicher Leichenregen fällt an diesen Stellen in die Tiefe. Ist dagegen der Übergang kein so schroffer, dann wird sich immer noch wenigstens ein Bruchteil unter den für die betreffende Art ungünstigen Verhältnissen erhalten können: diese Planktonten werden noch leben können, wenn sie sich auch vielleicht nicht mehr fortzupflanzen vermögen. Die Avantgarden in fremden Gebieten, deren allmähliche Dezimierung nur die Planktonstatistik genau nachweisen kann, werden aber auch eine strenge Abgrenzung der einzelnen Gebiete unmöglich machen. Endlich werden auch jahreszeitliche Verschiebungen der Grenzen zu bemerken sein.

Versuchen wir nun in der eben erörterten Einschränkung die einzelnen Lebensbezirke des ozeanischen Planktons auf Grund der Strömungsverhältnisse zu skizzieren, so ergibt sich folgendes Schema (Karte, Fig. 223).

I. Die zirkumpolare arktische Region.

Ihre Südgrenze setzt im Westatlantik an der Südspitze Neu-Schottlands an der nordamerikanischen Küste ein, geht am Ostrand der kalten Labradorströmung entlang in die Davisstraße hinein, dann südlich an Grönland und Island vorbei parallel der norwegischen Küste, doch ziemlich entfernt von ihr, zum Nordkap. Im Pazifik zieht sie ungefähr von Japan den Kurilen und Aleuten entlang zur Halbinsel Alaska.

II. Das nördliche Übergangsgebiet.

a) Das nordatlantische Übergangsgebiet. Seine Südgrenze geht vom Kap Hatteras dem Golfstrom und der Westwindtrift entlang an die Westküste Spaniens.

b) Das nordpazifische Übergangsgebiet. Seine Südgrenze verläuft südlich von Korea dem Kuro-Shio und der Westwindtrift folgend gegen Vancouver.

III. Die zirkumäquatoriale Warmwasserregion.

Ihre Südgrenze geht im Atlantik von der südamerikanischen Küste etwa vom 33° s. B. zunächst südlich, der Brasilströmung folgend, dann nach Osten der südatlantischen Westwindtrift entlang etwa auf 40° s. B. nach Osten an der Südspitze Afrikas und Tasmaniens vorbei zum Pazifik, bei Neuseeland zwischen der Nord- und Südinsel durch, der südpazifischen Westwindtrift folgend nach Chile, wo sie bei etwa 45° s. B. endet.

In dieser Warmwasserregion haben wir noch zu unterscheiden:

a) Die tropischen Subregionen. Sie umfassen die Passattriften und ihre Gegenströmungen, wobei im Indik dem Nordäquatorialstrom die Monsun-Trift entspricht.

b) Die nördlichen subtropischen Subregionen, im Atlantik vorzüglich durch die Sargassosee und das ihr in so vieler Hinsicht ähnliche Mittelmeerbecken repräsentiert, im Pazifik durch die der Sargassosee entsprechende Halostase.

c) Die südlichen subtropischen Subregionen, das artenreichere Gebiet der südatlantischen, indischen und südpazifischen Halostasen.

IV. Das südliche Übergangsgebiet,

dessen Südgrenze der Warmwassergrenze wohl annähernd parallel läuft, nur zweimal, südlich vom Kap Horn nach der Westantarktis und dann um die Kerguelen nach der Gauß-Station am antarktischen Festlandsrand nach Süden ausbiegt.

Das südafrikanische Mischgebiet Meisenheimers, an der Südwestspitze des Kontinentes, wollen wir wegen der eigenartigen Verhältnisse, die durch das Zusammentreten warmer, lauer, kühler und kalter Ströme gegeben sind, hier als besondere Subregion anschließen.

V. Die zirkumpolare antarktische Region

mit ihrer in vieler Hinsicht an die arktische Region erinnernden Planktonwelt.

* * *

An dieser Stelle möge es gestattet sein, noch kurz der eigenartigen Beziehungen der arktischen und antarktischen Planktonwelt zueinander zu gedenken und die Hypothesen zu skizzieren, die zur Erklärung der auffallenden Ähnlichkeit der arktischen und antarktischen Planktonten aufgestellt wurden (Bipolarität des Planktons).

1. Pfeffer-Murrays Reliktenhypothese.

Wie wir schon früher (s. S. 239 u. f.) erwähnten, steht die Auflösung einer vortertiären, universellen Warmwasser-Planktonwelt in die rezente Planktonfauna und -flora mit ihrer zonaren Verteilung nach Pfeffer in Zusammenhang mit klimatischen Veränderungen, und zwar hat die an den Polen beginnende Abnahme der Temperatur und eine größere Einförmigkeit der Lebensbedingungen hemmend auf die Umbildungsfähigkeit gewirkt, so daß die ursprüngliche Identität oder Ähnlichkeit der Arten an beiden Polen besser bewahrt wurde, während ihre

Ähnlichkeit mit den tropischen Stammformen, die sich in dem wechselvollen Kampf ums Dasein in den warmen Gegenden stärker veränderten, mehr und mehr verloren ging. Es blieben somit von der einheitlichen tertiären Planktonwelt in gleichen Breiten der nördlichen und südlichen Halbkugel gleiche oder annähernd gleiche Relikte zurück, „d. h. also, ganz theoretisch betrachtet, werden die arktische und antarktische, die boreale und notiale, die nördliche und südliche gemäßigte Zone unter sich eine große Ähnlichkeit aufweisen, trotzdem sie räumlich voneinander getrennt sind".

2. Ortmann-Chunsche Migrationshypothese.

Ortmann bezweifelt die von Pfeffer gemachte Annahme einer Abnahme der Umbildungsfähigkeit bei polaren Tieren. Die Umänderungen der klimatischen Verhältnisse an den Polen und von dort äquatorwärts vorschreitend, mußten notwendigerweise durch folgende Hauptstufen gehen:

1. Hohe (tropische) Temperatur mit geringen Schwankungen.
2. Zunahme der Schwankungen mit geringer Abnahme des Mittels.
3. Starke Schwankungen verbunden mit starker Abnahme des Mittels.
4. Abnehmende bis geringe Schwankungen und niedrigstes Mittel.

„Diesen Wechsel mußten aber gerade die polaren Organismen durchmachen, während die tropischen im allgemeinen stets unter der ersten Bedingung verblieben." Die physikalischen Charaktere der Nord- und Südpolarmeere sind, wie wir gehört haben, durchaus nicht völlig gleich.

„Wenn also auch die klimatischen Umänderungen auf beiden Erdhälften ziemlich parallel waren, so haben wir doch allen Grund, anzunehmen, daß auf jeder von ihnen andere weitere Bedingungen maßgebend waren, und wir müssen notgedrungen in den beiden, voneinander separierten Polargegenden eine divergente Entwicklung der Fauna annehmen." Selbst wenn die polaren Formen miteinander näher verwandt sind als mit den tropischen Formen, so erscheint es doch Ortmann höchst unwahrscheinlich, daß auf Grund der von Pfeffer angeführten zonaren Klimaänderungen identische Arten als „Relikte" in beiden Polarmeeren erhalten bleiben können.

Das Vorhandensein einiger bipolarer, also vollkommen identischer Arten erklärt Ortmann vielmehr durch Migration der Bewohner eines Poles zum andren. Diese Migrationshypothese, die Ortmann zunächst nur auf Grund von Beobachtungen bipolarer, litoraler Decapoden aufgestellt hatte, dehnte Chun auf das arktische und antarktische Plankton aus. Chun behauptet, daß heute noch eine beständige Mischung der bipolaren Planktonten auf dem Wege der Tiefsee sich vollzieht. Das Tiefseeplankton der Warmwassergebiete weist

nämlich nach Chun außer den ihm eigentümlichen Tiefseeformen und den aus oberflächlichen Schichten niedersinkenden Spezies auch noch solche Arten auf, die in den polaren Gebieten an der Oberfläche angetroffen werden. Chun stützt seine Hypothese hauptsächlich auf die Art der Verbreitung von *Fritillaria borealis* und *Krohnia* (*Sagitta*) *hamata*; letztere ist aber nur eine weit verbreitete Tiefseeform (Kükenthal), erstere kosmopolitisch, bildet aber allerdings an den beiden Polen eine „*forma typica*“, die sich von den Formen des Warmwassergebietes unterscheidet (Lohmann).

Wenn auch künftig eine Kommunikation der Arktis und Antarktis durch die Tiefsee der Tropen in einwandfreierer Weise als bisher gefunden werden sollte[1]), bliebe noch die Frage zu lösen, wie die Verbreitung jener auf das nördliche und südliche Übergangsgebiet oder auf die entsprechenden subtropischen Subregionen beschränkten Planktonten zu erklären ist, die sicher unter dem Gleicher, auch in tieferen Schichten, nicht vorkommen. Auf diese Frage gibt uns die folgende Hypothese Antwort.

3. Meisenheimers Migrationshypothese.

Auf Grund seiner Pteropodenstudien kommt Meisenheimer zu dem Resultate, daß die heute bipolaren Formen von äquatorialen Arten abstammen, die sich nach beiden Polen unter allmählicher Aufgabe des ursprünglichen Wohngebietes ausbreiteten.

Er unterscheidet folgende Stufen:

1. Von dem einheitlichen Wohngebiet der äquatorialen Warmwasserzone bevorzugt ein Teil der Formen dauernd die wärmsten, zentralen Gebiete, während die weniger stenothermen Formen die gesamte Warmwasserzone gleichmäßig bewohnen.

2. Mit zunehmender Anpassung an die kühleren Stromgebiete und zugleich zunehmender Abneigung gegen die wärmste Zone kommt eine größere Ansammlung an dem Nord- und Südrand des Warmwassergebietes zustande, ohne daß zunächst die Verbindung dieser beiden Wohnbezirke im mittleren, äquatorialen Teile unterbrochen ist.

3. Der Zusammenhang der Verbreitungsgebiete auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre lockert sich immer mehr und zerreißt schließlich: es wird eine diskontinuierliche Verbreitung der betreffenden Arten geschaffen, die also aus einem völligen Zurückziehen aus den äquatorialen Gebieten hervorging.

---

1) Nach Popofsky leben in der Antarktis einige bipolare Radiolarien, die in den tiefen, niedrig temperierten Wasserschichten kosmopolitische Verbreitung haben dürften.

4. Die Anpassung an kühlere Stromgebiete hat zugenommen, die Fähigkeit des Aufenthaltes in warmen Gewässern ist dagegen verloren gegangen, und so breitet sich nun zwischen der nördlichen und südlichen Verbreitungszone der mächtige Gürtel der warmen Strömungen als trennende Schranke aus.

5. Die letzte Stufe bilden dann endlich die polaren, Arktis und Antarktis zugleich bewohnenden Formen, bei welchen Anpassung an kalte Gebiete und Zurückweichen aus wärmeren Zonen am extremsten in Erscheinung treten.

Die einzelnen Etappen dieser nach den Polen gerichteten Wanderung treten uns in der gegenwärtigen Verbreitung der einzelnen Pteropoden-Arten sowohl wie in der vieler anderer Planktonten klar vor Augen. Ich erinnere hier nur an die eigenartige Verbreitung der Warmwasserform *Copilia*. *Copilia vitrea* ist am meisten eurytherm und gleichmäßig über das ganze (früher näher bezeichnete) Gebiet verbreitet. *Copilia mirabilis*, extrem stenotherm, kommt nur in der tropischen Subregion vor, *C. mediterranea* endlich fehlt hier im Atlantik wie im Indik vollkommen: Die Trennung in ein nördliches und südliches, subtropisches Verbreitungsgebiet hat sich bei dieser Art bereits vollzogen, und auf der südlichen Hemisphäre hat sich gar — entsprechend den von der nördlichen so verschiedenen und der Artbildung entschieden günstigeren Lebensbedingungen — von der *C. mediterranea* eine neue Art abgespalten, *C. hendorffi*, die am weitesten nach Süden vordringt.

Eine Reliktenhypothese in etwas anderer Fassung und Meisenheimers Migrationshypothese ließen sich vielleicht ungezwungen verbinden, wenn wir uns an die früheren Ausführungen über das Urplankton und das Neoplankton erinnern.

Die Reliktenhypothese würde dann den Rückzug des Urplanktons nach dem Äquator behandeln, die Migrationshypothese dagegen sich mit dem Vordringen des seit der Tertiärzeit vom Äquator polwärts wandernden Neoplanktons zu befassen haben.

2. Die geographische Verbreitung des Limnoplanktons.

Das Alter der gesamten Organismenwelt des Süßwassers, des Limnobios, ist jedenfalls ein sehr hohes. Die erste Einwanderung aus dem Meere mag wohl stattgefunden haben, sobald die Scheidung in Salz- und Süßwasser sich vollzogen hatte. „Aus dem Devon und der Kohle sind Süßwasserformen nachgewiesen, aber einerseits bieten sie zu wenig, um ein Bild der Entwicklung des Limnobios zu er-

möglichen, andererseits stehen sie der heutigen Süßwasserfauna zu fern, als daß sie sich im Zusammenhange mit ihr betrachten ließen." Erst vom oberen Jura an haben wir von einer ziemlich ununterbrochenen Entwicklung der Süßwasserfauna bis auf unsere Tage einigermaßen sichere Kunde (Pfeffer). Wir werden annehmen dürfen, daß die gesamte Lebewelt des Süßwassers von einer alten Brackwasserfauna und -flora abstammt. Diese ist noch heute in den Tropen einheitlich ausgebildet, war es früher auch in gemäßigteren Klimaten und muß es gewesen sein, weil sie sich ja aus der alten, einheitlichen Lebewelt des Litorales ableitet. Es stammt also, schließt Pfeffer, die Einheitlichkeit der Süßwasserfauna ab von der Einheitlichkeit ihrer Mutterfauna, der Brackwasserfauna, und die Einheitlichkeit der letzteren von der Stammutterfauna aller anderen Faunenkategorien, der alten, einheitlichen Litoralfauna. Jedenfalls wird auch hier die tertiäre Klimabildung auf die Einwanderung der Brackwasser- bzw. litoralen Organismen ins Süßwasser von größtem Einfluß gewesen und wie im Meerwasser so auch im Süßwasser für die Entwicklung des fluvialen Lebensbezirkes von fundamentaler Bedeutung gewesen sein. Die Neunaugen des Süßwassers, Ganoiden und Dipnoer unter den Fischen, die Astaciden unter den Krebsen imponieren uns als Vertreter einer alten Süßwasserfauna, während wir den bekannten Süßwasserpolypen *Cordylophora lacustris* als Vertreter der jüngeren Süßwasserfauna ansprechen. Schwieriger und noch wenig ventiliert ist die Frage, ob sich eine solche Scheidung in „alte" und „neue" Formen auch im Limnoplankton durchführen läßt. Brehm wurde durch einen Vergleich des Hali- und Limnoplanktons darauf geführt, auch in letzterem gewisse jüngere Elemente zu unterscheiden, die noch Verwandte im Salzwasser besitzen (Copepoden, Polyphemiden) und ältere Elemente, die heute mehr oder weniger ausgesprochene Süßwasserformen sind, die vielfach, weil altertümlich, auch noch ursprünglichere Merkmale zeigen, z. B. die Rotatorien, die auf dem *Trochophora*-Stadium stehen; auch die Cladoceren (mit Ausnahme der Polyphemiden) werden wir diesen älteren Elementen des Süßwasserplanktons zuzählen können; sie alle dürften vor sehr langer Zeit eingewandert sein, so daß ihre marinen Verwandten inzwischen ausgestorben sind oder diese sowie sie selbst Umwandlungen erfahren haben, die ihre Zusammengehörigkeit unkenntlich gemacht haben.

Larvenmangel ist ein Hauptmerkmal des Süßwasserplanktons gegenüber dem Haliplankton — freilich kein durchgehendes. Unserem Flußkrebs fehlt das freischwärmende Mysisstadium seiner marinen Verwandten. Auch der Mehrzahl der Cladoceren und den Rotatorien

fehlen Larvenformen, also gerade jenen Planktonten, die wir auch aus anderen Gründen als alte Einwanderer ins Süßwasser bezeichneten.

Ihnen stellen wir solche im Süß- und Meerwasser gleichzeitig vorhandene Familien gegenüber, die als spätere Einwanderer ins Süßwasser noch nicht Zeit hatten, die Larvenbildung zu unterdrücken oder in die Eientwicklung zurückzuverlegen: diese Formen zeichnen sich demnach durch den Besitz freier Larven aus, so die Copepoden durch ihren Nauplius, die Polyphemiden durch die einzige Cladocerenlarve des Süßwassers, den Metanauplius der *Leptodora*[1]), die Lamellibranchiaten durch die Glochidien und Lasidien sowie durch die Dreyssensialarve. „Im letzteren Falle sehen wir bei den älteren Teichmuscheln bereits eine Rückbildung der Larve durch parasitische Lebensweise angebahnt, während die erst in historischer Zeit, sozusagen vor unseren Augen ins Süßwasser eingedrungene *Dreyssensia* unveränderte pelagische Larven besitzt."

Wenn auch heute kein Zweifel mehr darüber besteht, daß das Limnoplankton in letzter Linie aus dem Meere stammt, so ist doch die Frage nach der Art der Einwanderung in allen Details noch durchaus nicht endgültig gelöst.

Der italienische Forscher P. Pavesi glaubte bereits den marinen Ursprung des Limnoplanktons erkannt zu haben. Indem er aber den Begriff des „marinen Charakters" in anderem Sinne auf fast alle pelagischen Formen ausdehnte und alle jene Seen, in denen sich eine „pelagische Fauna" konstatieren ließ, schlechtweg als „Reliktenseen", d. h. als Überbleibsel ehemaliger Fjorde, abgesperrter Meeresarme, als sog. „Exklaven des Meeres" ansah, kam er zu unhaltbaren Konsequenzen. Nach Pavesis Reliktentheorie hätten selbst hochgelegene Alpenseen und Kraterseen als Exklaven des Meeres aufgefaßt werden müssen, und erst Credner machte darauf aufmerksam, daß man nur dann eine Entstehung einer Reliktenfauna an Ort und Stelle annehmen darf, wenn die geologische Geschichte, die Genesis des Sees, es zuläßt. Mit dem Plankton solcher tatsächlichen Reliktenseen werden wir uns im folgenden noch zu befassen haben.

Vorläufig werden wir uns damit begnügen hinzuweisen, daß jedenfalls die Besiedelung unserer Süßwässer in der Ebene und zwar in Küstennähe einsetzte. Wir haben uns vorzustellen, daß da und dort ein Meeresabschnitt durch irgendein geologisches Ereignis den Zusammenhang mit dem Ozean einbüßte; der stetige Zufluß süßen

1) Wesenberg-Lund hält den *Leptodora-Nauplius* allerdings für eine neue Erwerbung, eine Anpassung an das Leben in der pelagischen Region; nach ihm ist auch *Leptodora* mit den Polyphemiden nicht näher verwandt.

Wassers durch die Flüsse verdünnte den Salzgehalt so weit, daß sich die widerstandsfähigeren Planktonten diesem Wechsel anzupassen vermochten und schließlich zu reinen Limnoplanktonten wurden. Auch über die Frage, an welchen Punkten der Erde etwa die hauptsächlichsten Eingangspforten zu suchen wären, hat man sich Gedanken gemacht. Die einen denken an die großen, tropischen Ströme, weil man beobachtet hat, daß sie in höherem Maße als die Flußläufe des gemäßigten Klimas Meerestiere aller Art weit stromaufwärts beherbergen. Allein die eigenartige Planktonfauna dieser Gebiete (*Bosminopsis, Pseudodiaptomus*) ließe sich viel leichter, wie Brehm behauptet, als aus Auswanderern aus dem Süßwasser ins Meer bestehend deuten. De Guerne und Richard ließen daher die Einwanderung vom Norden her erfolgen; hier wird ja der Salzgehalt des Meerwassers infolge der schmelzenden Schnee- und Eismassen zeitweilig stark vermindert und so an die arktischen Meerestiere die Anforderung gestellt, starke Schwankungen im Salzgehalt ertragen zu können. Solche euryhaline Tiere sind dementsprechend viel mehr befähigt, in den Unterlauf der Flüsse und in Lagunengebiete arktischer Küsten einzuwandern. Allein es kann sich hierbei jedenfalls nur um jüngere Einwanderer handeln, da wir wohl den Zeitpunkt der älteren Besiedelung in vortertiäre Epochen zu verlegen haben, wo solche bedeutende Klimaunterschiede wie heute jedenfalls noch nicht vorkamen.

Wir werden daher wohl am richtigsten gehen, wenn wir die Ureinwanderung ins Süßwasser als eine universelle bezeichnen, für die Ansiedelung der jüngeren Limnoplanktonelemente aber vorläufig die Annahme einer Einwanderung vom Norden her als der vermutlich günstigsten im Auge behalten.

In welcher Form mag sich nun die Besiedelung unserer Binnengewässer vollzogen haben?

Über die Besiedelungsgeschichte hochgelegener Alpenseen gibt uns R. Monti ein anschauliches Bild.[1])

Darnach hätten wir spärliche Algen, Diatomeen und Palmellaceen, als die ersten Ansiedler jener Seen zu betrachten, die erst jüngst vom Gletscher freigegeben wurden. Alsbald kommen einige Rhizopoden hinzu, *Difflugia, Cyphoderia* und *Centropyxis,* die sich von den erwähnten Algen ernähren und in dem nun schon reicheren Bodenschlamm das Baumaterial für ihre Gehäuse vorfinden. Jetzt treten

1) Vgl. auch Wesenberg-Lunds Darstellung der Besiedlungsgeschichte der Baltischen Seen in der Tundra-Periode!

auch Bakterien auf; die Algenvegetation wird mannigfaltiger und reicher, *Volvox* und *Spirogyra* erscheinen, und neben Diatomeen und noch weiteren Rhizopodenarten bemerken wir den ersten Nematoden, den ersten Tardigraden, den ersten vadalen Krebs: *Canthocamptus*. Jetzt erst vermag sich auch echtes Plankton zu entwickeln, das sich zunächst allerdings nur aus Rotatorien und Cyclopiden zusammensetzt, dem sich auch spärliche Mesostomen zugesellen können, während die Vadalregion durch das Auftreten von Insektenlarven eine weitere Bereicherung erfährt. Die letzte Etappe der lakustrischen Kolonisation endlich wird durch das Auftreten der Cladoceren bezeichnet und aller übrigen Wesen, die sonst noch an der Zusammensetzung des Planktons beteiligt sind. Wie wir später noch des näheren zu erläutern haben werden, sind Rotatorien, Copepoden und Cladoceren in ebendieser Reihenfolge nicht nur „Leitformen" in den letzten Phasen der Besiedelungsgeschichte des Süßwassers, sondern in gleicher Folge auch dem praktischen Teichwirt „Leitformen" bei der Beurteilung des Nährwertes seiner Fischteiche. Für die Art und Weise, in der diese eben beschriebene Besiedelung eines Süßwasserbassins vor sich geht, bleiben nur, wenn wir die Reliktentheorie beiseite lassen, die folgenden zwei Möglichkeiten: die aktive und die passive Wanderung.

Zschokke mißt der aktiven Wanderung bei der Besiedelung der Hochalpenseen eine nicht geringe Bedeutung zu. Es müßte dann aber ein größerer Wasserreichtum vergangener (postglazialer) Zeiten angenommen werden, der dem aktiven Vordringen Vorschub leistete, „indem er den Wanderern zahlreiche Wege öffnete, die ihnen heute ganz oder teilweise verschlossen sind . . . Die kleinsten Rinnsale und Äderchen, die im Moos an Felswänden und in halbtrockenen Bergbächen zurückgehaltene Feuchtigkeit werden genügen, um den Vormarsch vieler niederer Tiere zu ermöglichen."

Weit wichtiger für die Besiedelung der Binnengewässer ist jedenfalls die passive Wanderung.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß vielen Dauereiern und Cysten die Eigenschaft zukommt, an Fremdkörpern haften zu bleiben.

Humbert hatte schon im Jahre 1876, wie Zacharias erzählt, Wintereier von Cladoceren dem Gefieder von wilden Enten und Tauchern anhängend gefunden.

Erwähnen möchte ich noch, daß es Zacharias gelang, aus Möwenkot Amöben, Ostrakoden und ein Infusor, *Dileptus*, zu kultivieren. Daß Latenzeier der Daphniden unbeschadet den Darmtrakt der Fische passieren können und demnach auch Fische für die passive Wanderung des Planktons in Betracht kommen, beweist ein Ephippium

das ich einst dem Darm eines Fisches entnommen, der sogar schon einige Zeit in Formol gelegen hatte!

Unter den Flugtieren würden ferner noch einige Insekten, insbesondere Wasserkäfer, bei der Ausbreitung namentlich einiger Planktonalgen (Volvocinen) in Frage kommen. Schließlich werden vielleicht auch einfach durch Luftströmungen encystierte Planktonten namentlich aus periodischen Seen und zeitweilig trockengelegten Teichen weithin vertragen werden können. „In Wirklichkeit verhält es sich (nach Migula) wahrscheinlich so, daß die Luft kleinste und der Austrocknung widerstehende Formen verbreitet, Wasservögel den Transport nach weit entfernten Gegenden vermitteln und Wasserkäfer in ausgedehnter Weise für die Ausbreitung einer Spezies innerhalb enger räumlicher Grenzen tätig sind.“

Indessen kommt in den Arbeiten neuern Datums immer deutlicher die Meinung zum Durchbruch, daß die Bedeutung der passiven Wanderung für die Ausbreitung des Limnoplanktons früher doch einigermaßen überschätzt worden war (Ihering, Steuer, Brehm, Ekman u. a.).

Schon vor mehr als einem Dezennium ließ Strodtmann die Limnoplanktonten vom Nordpol durch Vögel nach Süden hin sich ausbreiten, während später Burkhardt die Ansicht aussprach, daß wohl nur die kleineren Wasserbecken ihre Fauna durch Verschleppung erhalten haben, da sie nur solche Formen beherbergen, die auch heute noch in neu gebildete Wasserbehälter einwandern können. Das Plankton der großen Schweizerseen aber wäre relativ alt, wie die Seen selbst, allerdings nicht im Sinne von Pavesis Reliktentheorie.

Nach Zschokke kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die kleinen hochalpinen Wasseransammlungen bei dem jährlich im Herbst von Norden nach Süden gerichteten Flug von den ziehenden Vögeln als willkommene Ruhepunkte und Zwischenstationen benützt werden. So darf es, meint Zschokke, als sehr wahrscheinlich betrachtet werden, daß die Wanderung der Vögel, ein Phänomen, das selbst im engsten Zusammenhang mit der Eiszeit steht, den hochalpinen Gewässern im Laufe sehr langer Zeiträume zahlreiche, nordische Bevölkerungselemente zuführte. Ähnliches behauptet Gjorgjevič (= Georgevitch) bezüglich der Vogelzugsstraßen und Diaptomidenverbreitung im Balkan.

Um so auffallender ist es aber, daß einige nordische Planktonten, die für eine Verschleppung durch Vögel vorzüglich geeignet sind und im Norden massenhaft vorkommen, nicht längst schon in die

Alpen übertragen worden sind (Ekman). Würden heute noch infolge des Vogelzuges die südlichen Kolonien mit den nordischen Mutterkolonien in steter Verbindung stehen, dann gäbe es zwischen Individuen derselben Art aus dem Norden und Süden wohl keine morphologischen Unterschiede, die die Aufstellung besonderer südlicher Varietäten erfordern.

Je genauer wir das Limnoplankton kennen lernen, desto deutlicher erscheint uns seine heutige Zusammensetzung als etwas Fertiges, Abgeschlossenes, und nur an solchen Süßwasserbecken, deren Füllung sich in verhältnismäßig junger Zeit vollzog (Kraterseen der Azoren, Gletscherseen der Hochalpen, periodische Karstseen, künstlich angelegte Fischteiche der Ebene u. dgl.), können wir die Besiedelung auf passivem oder aktivem Wege als feststehende Tatsache hinnehmen. Wie immer aber auch im einzelnen unsere Süßwasserbecken zu ihrem Plankton gekommen sein mögen, die schon früher mehrfach erwähnte Ähnlichkeit des Planktons der Alpenseen und der hochnordischen Seen ist für uns von größter Bedeutung: sie führt uns notwendig zu der Annahme des nordischen Ursprunges unserer alpinen Planktonwelt, ja einige Limnologen möchten überhaupt den größten Teil des europäischen (und nordamerikanischen) Limnoplanktons, speziell der Entomostraken, als aus dem Norden eingewandert ansehen.[1])

1) Die Merkmale zur Aufstellung von Glazialrelikten stellt Wesenberg-Lund wie folgt zusammen; er unterscheidet:

A) Gute Symptome:
1. Kalter Wohnort
   a) jahraus, jahrein kaltes Wasser (Tiefsee, kalte Quellen, unterirdische Gewässer, Hochalpengewässer);
   b) dieselbe Spezies hochalpin und hochnordisch;
   c) Vorkommen in vereinzelten kalten Seen oder Mooren des gemäßigten Tieflandes;
   d) dieselbe Spezies im Litoral kalter und in der abyssalen Region gemäßigter Seen.
2. Formkonstanz in arktischen (und hochalpinen), Cyclomorphose in wärmeren Gewässern mit Rückkehr zur Urform im Winter.
3. Vorkommen mehrerer Arten mit Reliktencharakter beieinander.

B) Nicht zwingende Symptome:
1. Auftreten der Sexualperiode während der kalten Jahreszeit.
2. Bedeutendere Körpergröße in der Kälte (lokal oder temporal) als in der Wärme.
3. Sexualität in gemäßigtem Klima unterdrückt.

C) Unbrauchbare Symptome:
1. Größere Eizahl unter den arktischen, als unter den Lebensbedingungen der gemäßigten Zonen.
2. Leukophobie.

„Das Vorkommen identischer Arten, die im dazwischenliegenden Gebiet fehlen, das Vorkommen von Tieren im Litoral des Nordens und des Gebirges, die im Flachlande an die kalten Wasserschichten der Tiefe gebunden sind, das Vorkommen von Winterlaichern, die Leukophobie, Degenerationserscheinungen im warmen Wasser, Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung und infolge der Parthenogenese eingetretene Lokalrassenbildung und noch andere Verhältnisse, lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, daß wir hier von einer nordischen Herkunft sprechen müssen . . . Vor der Glazialperiode existierte jedenfalls in Nordeuropa eine spezifisch arktische Fauna und in Mitteleuropa eine besondere Tierwelt der Alpenseen. Zwischen diesen beiden Gebieten befanden sich stellenweise ausgedehnte Süßwasserseen, die teils von Tieren des wärmeren Wassers, teils von eurythermen Ubiquisten bevölkert waren. Einen Einblick in die Zusammensetzung der Mikrofauna jener Seen gewähren die obermiocänen Schlickablagerungen jener Seenkette, die in der Geologie als die Cyprismergel des Egerer- und Falkenauer Beckens bekannt sind“ (Brehm und Zederbauer). Aus der Fauna jener Riesenseen des Tertiärs ist uns leider nur wenig erhalten geblieben: neben großen Mengen von Muschelkrebsen, denen dieser „Cyprismergel“ der nordwest-böhmischen Braunkohlenformation seinen Namen verdankt, finden sich vorzüglich die Schalenklappen einer Daphnie (*Daphnia atava* Nowak) und besonders gut erhalten die Ephippien derselben vor. Die Existenz präglazialer Copepoden, deren Fehlen in den Cyprismergeln wohl nur auf die leichtere Zerstörbarkeit des Panzers (durch chitinovore Bakterien) zurückzuführen ist, läßt sich nach Brehm heute nur noch aus dem rezenten Vorkommen typischer Lokalrassen des *Diaptomus vulgaris* in den beiden miocänen Seebecken im Karlsbader Gebiet und im Egerer Becken, die durch Brüche aus einem einzigen oligocänen Seebecken entstanden sind, erschließen.[1])

Jedenfalls verschwanden während der Glazialzeit in den Alpen sowohl wie im Norden alle Wasseransammlungen bis auf einige Reste, die sich namentlich im mittleren Deutschland an den vom Eis verschonten Stellen erhielten und neben ihren ursprünglich hier heimischen eurythermen Planktonten nun noch alpine und nordische Elemente beherbergten.

Nur extrem glaziale Formen blieben auf die Schmelzwassertümpel am Rande des nordischen Inlandeises beschränkt, und da die zwischen den beiden großen Vergletscherungsgebieten im hohen Norden und

1) Eine präglaziale Form wäre auch der hypothetische *D. palaeotatricus* Brehm.

im mitteleuropäischen Hochgebirge gelegene Ebene in ihren mittleren Teilen offenbar kein völlig arktisches Klima besaß, ist es begreiflich, daß gerade einige von ihnen nicht bis zu den Alpen gelangen konnten und somit auch noch heute in ihrer Verbreitung auf den hohen Norden (Flechten- und Grauweidenregion des schwedischen Hochgebirges) beschränkt sind, während andere sonst nur noch in der Tatra gefunden wurden; „aber diese Hochgebirgsgegend liegt auch ganz in der Nähe der ehemaligen Südgrenze des nördlichen Eises, während die Alpen davon viel weiter entfernt liegen“ (Ekman).

Für andere Formen, die jedenfalls wohl zur Glazialzeit in engster Beziehung stehen, aber möglicherweise mit den späteren, veränderten klimatischen Bedingungen ihrer Wohnorte auch „ihre biologischen Eigenschaften nach der Eurythermie hin verändert haben“, dürften die Höhen der Eifel und des französischen Jura als Verbindungsbrücke gedient haben (Burckhardt, Steuer). Diesen westlichen Weg schlugen vermutlich einige Diaptomiden (*graciloides* und *laciniatus*) ein und gelangten so zunächst in die Westalpen, die einer stärkeren Vereisung unterlagen als die Ostalpen. In diesen verschiedenen und nicht durchgehends benützten Eingangspforten nordischer Planktonten in die Seen des mitteleuropäischen Hochgebirges dürfte die Erklärung dafür gegeben sein, weshalb wir streng genommen bei dem Versuch einer biogeographischen Abgrenzung limnoplanktonischer Regionen den hohen Norden und das Hochgebirge nicht als einander vollkommen koordinierte Lebensbezirke etwa zu einer „arktisch-alpinen“ oder „boreo-subglazialen“ Region zusammenfassen dürfen; wir finden nun auch für die Unterschiede in der Planktonzusammensetzung der Alpenseen und der „Meeraugen“ der Tatra eine befriedigende Erklärung.

Nach den sorgfältigen Studien Ekmans besitzen die nordschwedischen Hochgebirge einige für sie charakteristische Arten, die in den südlichen Gebirgen fehlen oder wenigstens in den Alpen sehr selten sind, wie z. B. *Daphnia longispina*, Reihe *microcephala-galeata*, *Bosmina obtusirostris*, *Bythotrephes longimanus*, *Diaptomus laticeps;* dieser ist bisher aus den Alpen nur aus dem Wocheiner See bekannt (Langhans).[1]) Ferner sind in den Karpathen bzw. der Tatra gemeine Formen in den Alpen nicht oder nur spärlich an wenigen Lokalitäten gefunden worden: *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*. Die wenigen bisherigen Funde des letzteren in den Alpen sprechen für eine Einwanderung aus dem Nordosten (Ekman, Brehm).

Die Hyalodaphnien fehlen den eigentlichen Alpenseen, treten aber

1) Gjorgjevič fand ihn auch in Serbien.

in den Seen der Ebene (Kärtner Seen) und in den Randseen auf; diese erweisen sich in ihrer Planktonzusammensetzung als von den eigentlichen Hochalpenseen wesentlich verschieden: in ihnen kommt *Heterocope* zu reicher Entwicklung. Der Nordgürtel dürfte mit dem Chiemsee enden und wird durch den Königssee, der auch hinsichtlich der Cladoceren eine Scheidelinie bildet, von dem fast heterocope-freien Seengebiet des Salzkammergutes getrennt. Der von *Heterocope saliens* bewohnte Südgürtel fällt mit dem Verbreitungsgebiet des *Diaptomus graciloides var. padana* zusammen und dürfte mit dem Spinone- und Iseosee im Osten enden. Hier beginnen mit dem *Diaptomus steueri* Bezirke endemischer oder seltener Diaptomiden, die sich nach Südosten ins Gebiet der Balkanhalbinsel fortsetzen (Brehm und Zederbauer). Das Studium der für zoogeographische Fragen so überaus interessanten Diaptomiden ergibt aber noch weitere, lehrreiche Details. *Diaptomus laciniatus*, ein unzweifelhaft nordischer Centropagide[1]), über dessen vermutliche Einwanderung in die Alpen vom Westen her wir schon oben berichteten, ist in den Alpen nur, wie es scheint, im Westen häufig, vermochte jedoch jenseits des Bodensees nicht mehr festen Fuß zu fassen (Burckhardt, van Douwe). In den Ostalpen ist er erst an 3 Stellen nachgewiesen. Wir hätten demnach das innere Alpengebiet in einen östlichen und westlichen Teil zu trennen. Der typische, pelagische *Diaptomus* der Ostalpen ist der *Diaptomus gracilis*; in den Westalpen ist er aber fast immer von *Diaptomus laciniatus* begleitet. Der östliche Teil, in welchem Vertreter der *tatricus*-Gruppe, wie es scheint, die Verbindung mit den Karpathen herstellen, findet vermutlich mit dem Bachergebirge seinen Abschluß, von dem östlich das Wohngebiet des *Diaptomus zachariasi* beginnt.

Mit dem letztgenannten Centropagiden lernen wir zugleich ein Mitglied jener Gruppe von Planktonten kennen, die aus dem Osten eingewandert sind: *Diaptomus zachariasi*, *D. bacillifer* und ein Rotator, *Asplanchna syrinx* sind als „interglaziale Einwanderer", als interglaziale Steppenrelikte zu betrachten (Brehm und Zederbauer).

Noch hätten wir einer interessanten Gruppe von Planktonten Erwähnung zu tun, gewisser mariner Reliktenformen, deren heutige Verbreitung uns nur verständlich wird, wenn wir sie zur Ausbreitung der eiszeitlichen Vergletscherung in Nordeuropa in Beziehung bringen.

1) Er wird erst im Herbst geschlechtsreif und kommt im erwachsenen Zustande am Tage nur äußerst selten an die Oberfläche (Burckhardt).

Damals bedeckte das Inlandeis Skandinavien, Finnland, die Halbinsel Kola, das Gebiet der heutigen Ostsee und des Weißen Meeres, reichte im Süden bis zu dem mächtigen baltischen Endmoränenzuge, der sich durch Jütland, Norddeutschland und den Nordosten von Rußland im Süden des Ladoga- und Onegasees sowie der russischen Kleinseelandschaft über die Flüsse Onega und Dwina bis hinauf zur Kaninhalbinsel verfolgen läßt. Die Nordsee und das Eismeer waren offen, jedoch von Treibeis stark angefüllt (Samter). Als nun die mächtige Eisdecke mehr und mehr zu schwinden begann und schließlich in Europa nur noch den Norden Skandinaviens verhüllte, überflutete das Gebiet der heutigen Ostsee ein salzreiches kaltes Eismeer, erst von Nordosten aus dem Weißen Meer hereinflutend, dabei die Küsten von Estland und Kurland, besonders aber Südfinnland bedeckend, später, indem Mittelschweden tiefer unter das Meeresniveau tauchte, seine Fluten mit denen der Nordsee vereinend (Thienemann).

In diesem „Yoldiameer“ (nach der kleinen, in den Ablagerungen jenes Meeres häufig gefundenen Muschel *Yoldia arctica* so genannt) lebte eine arktische Fauna, aus der uns zunächst nur ein Schizopode interessiert: die *Mysis oculata*.

Allmählich hob sich das Land, die breiten Zufuhrstraßen salzigen Nordwassers schlossen sich nach und nach, und durch die noch immer mächtigen Gletscherströme süßte das Ostseebecken im Laufe der Zeit ganz aus und stellte schließlich einen rings von Land umgebenen Süßwassersee dar, den wir nach der Süßwasserschnecke *Ancylus fluviatilis*: Ancylussee nennen. Die alten Eismeerformen gingen teils zugrunde, wie die oben erwähnte *Yoldia arctica*, teils aber widerstanden sie der Aussüßung und paßten sich den veränderten Verhältnissen an. So wurde im Ancylusbecken aus der arktischen *Mysis oculata* in langsamer Umbildung die Süßwasserform: *Mysis relicta*.

Zu jener Zeit vollzog sich auch die Sonderung der Stromgebiete Norddeutschlands in solche, die zur Nordsee und solche, die zur Ostsee abwässerten, die bisher noch durch ein Rinnensystem miteinander als sogenannter Thorn-Eberswaldener Urstrom in Verbindung gestanden hatten.

Nun trat am Westrand des Ancylussees abermals eine Senkung des Landes ein und damit eine breite Verbindung mit der Nordsee. So strömte salziges Nordwasser in den Süßwassersee, und mit ihm kam die Tierwelt jenes Meeres. Die Nordseeschnecke *Litorina litorea* gab dem so aus dem Ancylussee entstandenen Meere, das Nordseecharakter hatte, den Namen Litorinameer.

Vor dem hereinbrechenden Seewasser flüchtete *Mysis relicta* im Verein mit anderen relikten Eismeerformen des Ancylussees (*Pallasiella quadrispinosa* und *Pontoporeia affinis*) stromaufwärts in die Seen Norddeutschlands.

Aus dem Litorinameer endlich wurde die heutige Ostsee, indem sich durch Landhebung die Verbindung mit der Nordsee bis auf die noch jetzt bestehende Straße schloß; das Wasser der Litorinasee wurde zum brackigen Ostseewasser. Nun hatte aber vorher das Nordseewasser neuerdings *Mysis oculata* in das Ostseebecken gebracht, die sich späterhin parallel der Erniedrigung des Salzgehaltes in der Richtung auf den *Relicta*-Typus hin umbilden mußte, und so entstand jene rezente Ostsee-*Mysis*, die Lönnberg im südlichen Teil des Bottnischen Meerbusens bei der Insel Agö auffand und die morphologisch gerade in der Mitte zwischen *Mysis oculata* und *relicta* steht.

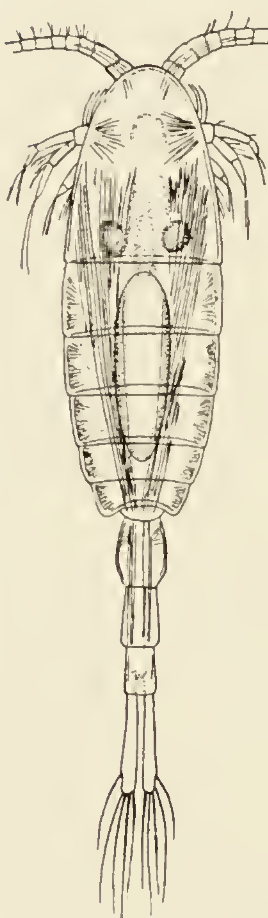


Fig. 224. *Limnocalanus macrurus O. Sars.* (N. G. O. Sars.)

Die Verbreitung von *Limnocalanus macrurus* (Fig. 224) in Schweden und Finnland zeigt enge Beziehungen zum Ancylussee, und wir werden nicht fehl gehen, wenn wir mit Sars den *Limnocalanus grimaldi* als die marine Stammform dieses Süßwassercentropagiden ansehen. Auffallend ist, daß der *Limnocalanus macrurus* noch nicht wie *Mysis relicta* in den norddeutschen Seen gefunden wurde und daß er auch im Furesee in Dänemark fehlt. Das beweist, daß *Limnocalanus* zu Wanderungen stromaufwärts auch in sehr langsamfließenden Flüssen unfähig ist. In einige der schwedischen Seen gelangte *Limnocalanus* direkt aus dem Yoldiameer ohne Vermittlung des Ancylussees, und die Ausbildung zur *Macrurus*-Form geschah in diesen Seen selbständig, ohne Zusammenhang mit ähnlichen Umbildungen in anderen Seen; eine solch selbständige Ausbildung zu Relikten erfuhren wahrscheinlich u. a. die Kolonien des Vänernsees mit seinen Anhangsseen sowie diejenigen der nordrussischen und nordamerikanischen Seen. Wenn auch sowohl *Mysis* als *Limnocalanus* in mehreren ihrer jetzigen Wohnplätze in Skandinavien zunächst als Relikte des Ancylussees zu betrachten sind, so waren sie doch nach Ekman im letztgenannten See einst Relikte des arktischen Yoldiameeres.

Wesentlich größer schon ist das Areal, das *Eurytemora lacustris* und *Heterocope appendiculata* bewohnen, von denen die erstere bereits

die deutschen Seen bis in die Gegend von Berlin bevölkert, wobei das Ostseegebiet immer noch als Verbreitungszentrum zu gelten hat, die letztere aber sogar, wie wir vorläufig annehmen, nur in versprengten Stücken, bis an die Alpen und sogar bis Montenegro sich vorgewagt hat. Bei ihr ist auch schon in Skandinavien der glaziale Charakter weit weniger stark ausgeprägt. Sie ist im Ekolnsee (nach Ekman) nur von Juni oder Juli bis Anfang September zu finden und bevorzugt auch durchaus nicht die kälteren Tiefenschichten.

Die Ausbildung von *Eurytemora lacustris* aus ihrer nächsten Urform fand nach Ekman wahrscheinlich im Ancylussee statt. In diesem See wurde die Anpassung an das Süßwasser so stark, daß die Art nicht wieder den Salzgehalt des nachfolgenden Litorinameeres und der jetzigen Ostsee vertrug, sondern heute nur in den vom Ancylussee abgesperrten Binnenmeeren als Relikt lebt und ferner in denjenigen Seen, nach welchen sie sich aktiv oder durch Verschleppung hat verbreiten können. Die Verschleppungsmöglichkeiten sind aber gerade bei dieser Form im Vergleich mit *Limnocalanus* ungleich reicher: die Eier sinken nämlich nicht sogleich nach dem Austreten zu Boden, sondern werden in Eiersäcken am mütterlichen Körper mitgeführt, was die Aussichten auf den Transport durch Wasservögel erheblich vermehrt. Infolge dieser guten Verschleppungsfähigkeit ist *Eurytemora lacustris* über das ursprüngliche Verbreitungsgebiet ein gut Stück weiter gekommen als *Mysis* und *Limnocalanus*, hat aber noch nicht das Stadium der alten Süßwassergattungen *Diaptomus* und *Heterocope* erreicht, bei denen die marine Herkunft nur durch die Verwandtschaftsbeziehungen sich ermitteln läßt, Zeit und Ort des Überganges zum Süßwasserleben aber nicht mehr festzustellen sind. „Es ist bisher kein Tier bekannt, dessen Entstehung als Art und dessen Verbreitung mit dem Ancylussee so innig verbunden ist wie bei *Eurytemora lacustris*“ (Ekman).

Ganz anders verhält sich die Warmwasserform *Eurytemora velox*, deren gegenwärtige Verbreitung eine entsprechend südlichere ist. Aus einer vor Jahren (1901) von mir gegebenen kartographischen Zusammenstellung ist zu ersehen, daß sie im südlichen Skandinavien, im westlichen Norddeutschland, in Dänemark und an den holländischen und nordfranzösischen Küsten sowie in England allenthalben vorkommt, und auch im Kaspisee nachgewiesen wurde. Im Ostseegebiet ist sie ein Relikt des Litorinameeres oder der Ostsee selbst. Ja, das „Reliktwerden“ findet an gewissen Orten noch heute statt, so im Sibofjärden (Södermanland), einem noch nicht völlig vom

Meere abgesperrten Becken, dessen Fauna aber trotzdem größtenteils aus Süßwassertieren besteht (Trybom nach Ekman).

Mit dem im vorhergehenden gegebenen Abriß der Besiedlungsgeschichte einiger Planktonten dürfte zugleich auch der Weg vorgezeichnet sein, den künftig die Planktonforschung bei der Lösung biogeographischer Fragen einzuschlagen haben wird. Es haben sich dabei aber auch die Schwierigkeiten gezeigt, die sich dem Versuch einer scharfen Abgrenzung geographischer Regionen in der Verbreitung des europäischen Limnoplanktons gegenüberstellen. Unzweifelhaft sind zahlreiche, namentlich niedere Planktonten echte Kosmopoliten (Protisten)[1]), eurytherm und oft auch euryhalin, und vielfach gar nicht auf die Region des freien Wassers beschränkt, sondern auch in der Vadalregion und auf dem Grunde der Süßwässer heimisch, in hochgelegenen Bergseen wie in Seen der Ebene, in Brunnen, Zisternen und Wasserleitungen, oder gar in den kümmerlichen Wasseransammlungen der Bergwerke. Andere wieder bevorzugen bei im übrigen universeller Verbreitung nur Gewässer mit spezifischen Lebensverhältnissen, denen sie sich angepaßt haben (Moorwasser, kalkarme oder kalkreiche Gewässer u. dgl.). Die einen meiden die Bergseen, andere kommen nur in ihnen zu voller Entwicklung, ohne dabei arktische Formen zu sein, wie z. B. die Cyclotellen, die „eine Spezialität der alpinen Seen“ zu sein scheinen. Vom algologischen Standpunkte können wir die Seen Norwegens als „Chlorophyceenseen“, die der nordeuropäischen Ebene als „Schizophyceenseen“ bezeichnen (Huitfeldt-Kaas). Einige Planktonten treten vikariierend auf wie z. B. vermutlich unter den Centropagiden *Diaptomus gracilis* und *graciloides*, die nur selten im selben See nebeneinander hausen; andere wieder bekunden, obgleich im System weit entfernt, eine gewisse Zusammengehörigkeit, wie z. B. *Conochilus* und *Holopedium*. In manchen Seen sind einzelne Arten in ihrem Vorkommen auf ganz bestimmte Seeabschnitte beschränkt, während an anderen Orten sich die Verbreitung der Planktonten nach der Zugehörigkeit der Seen zu bestimmten Flußsystemen richtet.

So wenig sich für viele Arten bestimmte Grenzen in horizontaler Richtung ziehen lassen, ebensowenig ist auch für alpine Formen in vertikaler Richtung eine allgemeingültige, obere Grenze anzugeben. Eine und dieselbe Art vermag in einem See mit günstigeren Lebens-

1) Aber selbst da gibt es Ausnahmen! Schmidle macht z. B. darauf aufmerksam, daß im Phytoplankton der großen afrikanischen Seen speziell die Desmidiaceen typisch-tropische Arten aufweisen. (Vgl. auch die Arbeit von W. u. G. S. West (1909)!)

bedingungen noch in hohen Regionen zu existieren und fehlt in weit tiefer gelegenen Seebecken, die vielleicht weniger geschützt, deren Ufer weniger bewachsen sind.

Wenn somit im folgenden ein Bild der geographischen Verbreitung entworfen werden soll, kann es sich nur um einen ersten schüchternen Versuch handeln, zu dem uns vor allem die Daten über die gegenwärtig diesbezüglich noch am besten durchforschten Planktonten, Cladoceren und Copepoden, verleiteten.

Nach den neueren Untersuchungen von Zograf, Steuer und Ekman unterscheiden wir (in Europa):

1. Eine arktische Region. Ihre südliche Grenze fällt nach Ekman etwa mit der nördlichen Grenze der Nadelwaldregion zusammen. Ekman unterscheidet provisorisch noch einige Subregionen, so das arktische Nordamerika, Grönland, Island und die übrigen Inseln des nördlichen Eismeeres, den äußersten Norden Europas und Asiens; die wenigen Angaben, die bis heute vorliegen, sprechen jedenfalls nicht für das Vorhandensein einer größeren Zahl zirkumpolarer Limnoplanktonten.

Enge Beziehungen zum arktischen Plankton zeigt, wie wir gesehen, das Plankton der Hochgebirge, ohne daß aber beide einander bezüglich der qualitativen Zusammensetzung vollkommen gleichzusetzen wären, und ebenso lassen auch Planktonproben aus verschiedenen Gebirgszügen spezifische Eigentümlichkeiten erkennen. Wesenberg-Lund scheint es, „daß die südlichen alpinen Seen meistens von denselben Arten bewohnt sind, die für die zentraleuropäische Ebene charakteristisch sind, und daß die arktischen Elemente im ganzen von untergeordneter Bedeutung seien.“ Wir werden somit vielleicht vorläufig die arktische Region nicht, wie Ekman will, mit den mitteleuropäischen Hochgebirgen zu einer boreosubalpinen Region vereinen — auch aus dem Grunde, weil wir heute noch gar nicht wissen, welche Hochgebirge wir im speziellen zu dieser Region zu zählen hätten, und lieber noch die einzelnen Gebirgszüge als besondere Planktongebiete ansehen.

Das arktische Zooplankton läßt sich besonders bezüglich seiner Crustaceenfauna charakterisieren durch das Vorhandensein einiger typischer Arten (von denen nur ein Teil im Hochgebirge niederer Breiten wieder auftritt) und das Fehlen solcher Formen, die für die Seen des weiter südlich gelegenen Flachlandes charakteristisch sind.

Das arktische Phytoplankton enthält vorzüglich Algen mit gelblichen oder gelblichbraunen Chromatophoren, während solche mit grünen oder blaugrünen Chromatophoren sehr in den Hintergrund

treten. Auch im marinen Phytoplankton sind ja die Diatomeen mit ihren gelbbraunen Chromatophoren vorzüglich in den kalten Meeren beheimatet. Künftige Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob etwa die Assimilationsoptima für gelb oder gelbbraun gefärbte Chromatophoren gewöhnlich bei tieferen Temperaturgraden liegen als die für grüne oder blaugrüne Chromatophoren (Ostenfeld und Wesenberg-Lund).

2. Die Region der nordeuropäischen Tiefebene, deren Südgrenze etwa durch den 50° n. B. gegeben ist; im Westen findet sie an den Nordabhängen der deutschen Mittelgebirge einen natürlichen Abschluß.

Die Ausbreitung der „großen Bosminen" (Eubosminen Seligos), *Eurytemora lacustris*, der relikten Schizopoden, sowie nicht minder das häufige Vorkommen der *Heterocope appendiculata* und vielleicht des *Cyclops oithonoides* (nach Brehm) ermöglichen die Abgrenzung eines besonderen Ostseedistriktes, dessen Seen (wenn auch nicht ausschließlich) zur Ostsee abwässern. Die Südgrenze dieses Distriktes zieht von dem Mündungsgebiet der Weser und Elbe bis gegen Berlin, von da ostwärts gegen Warschau, hierauf (nach Zograf) nach Moskau, von wo sie vielleicht ungefähr in der Richtung des 40. Meridians (östl. Länge v. Greenw.) gegen Norden zieht; es ist aber auch möglich, „daß sie noch weiter östlich, gegen den Ural zu endigt" (Steuer). Das Plankton des südlich dieser Linie gelegenen, von mir früher als Zone der „3. Seengruppe" bezeichneten Gebietes, läßt sich vorläufig nur durch negative Merkmale charakterisieren (Fehlen der großen Bosminen, Zurücktreten der Centropagiden-Gattungen *Eurytemora* und *Heterocope*).

3. Die folgende zentraleuropäische Region wird durch das „Montangebiet" (Alpen, böhmische Randgebirge, Karpathen) in eine westliche und östliche Subregion geschieden. In ihr scheinen, wie am Südrand der zweiten Region, die großen Bosminen spärlich vertreten. *Diaptomus gracilis*, der in der östlichen Subregion noch reichlich auftritt, scheint im Westen (Frankreich) fast durchaus von *Diaptomus vulgaris* verdrängt zu sein. Alpine Formen steigen im Westen wie im Osten in tiefere Lagen hinab, wie z. B. *Diaptomus denticornis* in der Auvergne; der im Schweizer Hochgebirge so häufige *Diaptomus bacillifer* bewohnt in den Ostalpen nur den Königssee, ist aber häufig in den Donauniederungen (ungarische Tiefebene, Rumänien, Bulgarien).

Höchst charakteristisch aber für die östliche Subregion ist das Vorkommen typischer Steppen- und Salzwasserformen, wie *D. pectinicornis*, *zachariasi* und *Asplanchna syrinx*, die z. T. als interglaziale

Einwanderer bis in die Steiermark eindringen und (wohl nur als versprengte Kolonien) selbst bis Halle beobachtet wurden.

Die Südgrenze der zentraleuropäischen Region verläuft von den Pyrenäen an dem südlichsten Frankreich und dem Südrand der Alpen entlang. In den Donauniederungen tritt eine Vermischung mit mediterranen Formen ein.

4. Die mediterrane Region umfaßt Spanien, das südlichste Frankreich, Italien und den Balkan, Kleinasien und das nördliche Afrika samt den Kanaren und Azoren. Die Diaptomiden der *vulgaris*-Gruppe scheinen sich hier in zahlreiche Lokalformen umzubilden (*D. intermedius, etruscus, scutariensis,* sowie die von Brehm beschriebene Form von den phlegräischen Feldern). Neben über das ganze Gebiet verteilten zirkummediterranen Formen (*D. alluaudi, lilljeborgi*) scheinen in dieser Region auch endemische Arten mit eng begrenztem Verbreitungsgebiet vorzukommen (*D. steindachneri, serbicus, biseratus*). Mit ihnen treffen im Balkan auch Einwanderer aus dem Osten (*pectinicornis*) und Norden (*laticeps*) zusammen. Die zirkummediterranen Diaptomiden sind jedenfalls seit langer Zeit von den mittel- und nordeuropäischen Arten abgeschlossen (Langhans).

* * *

Die im vorstehenden nur flüchtig entworfene Skizze der geographischen Verbreitung des europäischen Limnoplanktons weiter auszuarbeiten und zu verbessern, ist eine lohnende Aufgabe der Zukunft.

Noch dürftiger müßte nach unseren noch durchaus mangelhaften Kenntnissen ein Bild ausfallen, das wir von der Art der Verbreitung des außereuropäischen Limnoplanktons entwerfen wollten; auch dabei müßten uns vorläufig ausschließlich die Crustaceen als Leitformen dienen.

So viel scheint sicher zu sein, daß das europäische Plankton durch eine erhebliche Zahl endemischer Formen ausgezeichnet ist. Andere sind von Osten her aus dem zentralen Asien eingewandert oder doch beiden Erdteilen gemeinsam, wie *Diaptomus vulgaris* und *amblyodon*, wieder andere endlich bisher ausschließlich in Asien gefunden worden.

Unter den letzteren dürfte es möglich sein, solche Formen aufzufinden, die ausschließlich Zentralasien oder Ostasien bewohnen (Zentralasien: *D. acutilobatus, paulseni*; Ostasien: *incongruens*), und solche, die in ihrem Vorkommen auf das tropische Asien beschränkt sind (*D. singalensis, doriai, drieschi, visnu*). Dabei scheinen die Sundainseln die Verbindung der indischen mit den (noch äußerst mangelhaft bekannten) australischen Planktonkrustern herzustellen, wie das

Vorkommen von *D. lumholtzi* (Ceylon und Queensland) und *D. orientalis* (Ceylon, Sumatra, Queensland) vermuten läßt.

Höchst dürftig sind noch unsere Kenntnisse über die afrikanischen Limnoplanktonten. Vielleicht sind die ostafrikanischen von den westafrikanischen Plankton-Diaptomiden artlich verschieden. Das Vorkommen des *D. galebi* in Deutschostafrika, im Weißen Nil und in Unterägypten beweist, daß auch das mediterrane Plankton Nordafrikas mit rein afrikanischen Tropenformen gemischt ist. Bezeichnend ist, daß im allgemeinen in den tropischen Seen die Cyclopiden durch Arten vertreten sind, die wir in Europa als Warmwasserformen kennen.

Eine vollkommen einheitliche und abgeschlossene Region bildet, nach dem Vorkommen seiner Diaptomiden zu schließen, das nordamerikanische Limnoplankton, indem von den 34 bekannten Arten keine bisher auf dem europäischen Festland oder in Südamerika aufgefunden wurde. Die Art der Verbreitung der nordamerikanischen Formen wird uns so wie in Europa erst aus dem Studium der Glazialperiode verständlich (Marsh).

Ebenso einheitlich wie die nordamerikanische ist die südamerikanische Diaptomidenfauna. Es ist höchst auffallend, daß dem südlichsten Südamerika, den Falklandsinseln, Südgeorgien und der Westantarktika das so weit verbreitete Genus *Diaptomus* durchaus zu fehlen scheint; offenbar wird es hier durch die Gattungen *Gigantella, Boeckella* und *Pseudoboeckella* vertreten, die hier ihr Entwicklungszentrum besitzen. Zu der ersten Gattung gehört der größte Süßwassercopepode, *G. sarsi* (über 5 mm), und es ist bezeichnend, daß sie bisher alle nur auf der südlichen Halbkugel gefunden wurden — mit einziger Ausnahme der mongolischen *Pseudoboeckella orientalis,* die der jüngsten der drei miteinander eng verwandten Gattungen angehört.

Aus dem eigentlichen antarktischen Gebiet ist bisher überhaupt nur ein einziges Süßwassertier bekannt, die *Boeckella entzi* aus einem kleinen See bei der Hoffnungsbucht auf Ludwig-Philipp-Land (West-Antarktika). Da zur Quartärzeit hier noch ausgedehntere Vergletscherungen stattgefunden hatten als in der Jetztzeit, wobei die ganze Westantarktika und ebenso Südgeorgien unter Landeis begraben waren, ist anzunehmen, daß die Süßwasserfauna dieses Gebietes erst in später Zeit dorthin eingewandert ist; „eine eigentlich autochtone Fauna kann man dort nicht erwarten" (Ekman).

Das eisfreie antarktische Land ist bekanntlich hauptsächlich auf zwei Gebiete, Westantarktika und Ostantarktika, verteilt, welche durch eine ungeheuer weite Eiswüste voneinander getrennt sind, und Ekman vermutet, daß die Vögel, „welche wohl sicher die Verschleppung der

antarktischen Süßwassertiere vermitteln", wahrscheinlich nur wenig Verkehr zwischen den genannten Gebieten treiben; vielmehr unterhalten sie nähere Verbindung mit den nördlichen Ländern, wie dies nach den Beobachtungen K. A. Anderssons feststeht. Es ist daher nicht wahrscheinlich, daß die beiden antarktischen Hauptgebiete betreffs der Süßwasserentomostraken eine tiergeographische Einheit darstellen, sondern eher anzunehmen, daß sie weniger miteinander übereinstimmen als mit den ihnen nächstgelegenen Teilen der übrigen Welt, Südamerika und Australien.

Wir haben uns im vorhergehenden ausschließlich auf die Verbreitung einiger Copepoden-Gattungen beschränkt. Stingelin versichert aber, daß die Einteilung der Erde in tiergeographische Regionen sich auch auf die Cladocerenfauna anwenden lasse. Nach ihm weisen von den 56 Gattungen 14 eine kosmopolitische Verbreitung auf; 12 Genera sind in Europa nicht vertreten, 20 scheinen in den Tropen nicht vorzukommen. Am meisten Gattungen haben gemeinsam die nördlichen und gemäßigten Gegenden von Asien, Europa und Nordamerika.

Kapitel VIII.

Temporale Planktonverteilung.

1. Planktonkalender und Jahreskurve des Limnoplanktons.

Tabellarische Zusammenstellungen der innerhalb eines Jahres in jedem Monat beobachteten Planktonten nennen wir Planktonkalender. Sie zeigen u. a., wie verschieden sich der Lebenslauf der einzelnen Planktonten da und dort gestaltet.

Annähernd richtige (allerdings bisweilen wohl auch nur richtiger scheinende!) Daten können hier nur durch die quantitative Planktonforschung erzielt werden; sie ermöglicht uns die Konstruktion der sog. Jahreskurven für jeden einzelnen der vorkommenden Planktonten.

Noch wenige diesbezügliche Angaben liegen über die temporale Verteilung der Bakterien vor. Nach Pfenniger fällt im Zürichsee das Maximum der Keimzahl auf die Zeit der Zirkulation, das Minimum auf die Zeit der Sommerstagnation. Im Prager Leitungswasser fand Ruttner die Keimzahl im Winter höher als im Sommer; die größere Intensität, mit der während der Sommermonate der Flußlauf der Moldau bestrahlt wird, dürfte sicherlich nicht ohne Einfluß auf den Bakteriengehalt des Wassers bleiben.

Die Schizophyceen sind größtenteils Sommerplanktonten, die ihr Maximum im Spätsommer oder Herbst erreichen, dabei die bekannte Erscheinung der Wasserblüte vielfach hervorrufen und alsbald an Zahl stark zurückgehen.

Im allgemeinen fehlen in den Alpenseen alle Cyanophyceen, die ihr Maximum bei einer Wassertemperatur von ca. 20° erreichen. Noch armseliger ist aus dem gleichen Grund die Planktonflora hochnordischer Seen: in dem einzigen Planktonkalender, den wir aus dieser Region besitzen (Thingvallavatn- und Myvatn-See auf Island) fehlen die Planktonschizophyceen vollständig.

Vielleicht in noch höherem Maße als die Schizophyceen sind die Planktondiatomeen in ihrer Produktion von der Temperatur des Wassers abhängig, während man früher vielfach die Lichtverhältnisse als das wichtigste Agens bezeichnet hatte. Nach den sorgfältigen Untersuchungen Wesenberg-Lunds kann als sicher hingestellt

werden, daß die Diatomeen ihr Hauptproduktionsmaximum bei Temperaturen erreichen, die unter 15—16° C liegen (ausgenommen *Asterionella*).

Wenn sich auch schon jetzt sagen läßt, daß der Kurvenverlauf bei den einzelnen Diatomeen nach den Jahrgängen erhebliche Unterschiede zeigt und noch mehr Verschiedenheiten in den verschiedenen Seen aufweist, die sich nur schwer in jedem einzelnen Falle erklären lassen, so viel ist sicher, daß die Schizophyceenmaxima mit denen der Diatomeen im allgemeinen nicht zusammenfallen; gewöhnlich ist das Hauptdiatomeenmaximum längst vorüber, wenn die Schizophyceen zu wuchern beginnen Haben wir früher die Schizophyceen als Sommerplanktonten bezeichnet, so können wir im großen und ganzen die Diatomeen als Charakterpflanzen des Planktons während der kühlen Jahreszeit ansprechen.

Niedere Temperaturen begünstigen offenbar das Wachstum der Diatomeen. Nun wird aber, nahm man an, die außerordentliche Wucherung der Diatomeen einen ungeheuren Verbrauch der im Wasser gelösten Kieselsäure zur Folge haben. Das Wasser wird also alsbald erheblich kieselsäureärmer werden. Dazu kommt, daß die großen Massen sich gegenseitig Luft und Licht wegnehmen, und die Folge ist ein Rückgang der Diatomeenflora. Die absterbenden Zellen sinken zu Boden, und die Schalen werden aufgelöst, wodurch das Wasser wieder eine beträchtliche Zunahme an Kieselsäure erfährt (Frenzel). Die Vorbedingung für eine nächste Diatomeenwucherung wäre damit erfüllt, und die sinkende Temperatur gibt den ersten Anstoß zu einer neuen Entfaltung der Kieselalgen (Lemmermann).

Es ist das Verdienst des Amerikaners Whipple, zuerst auf die Wechselbeziehung zwischen der zweimaligen Massenentwicklung der Diatomeen und den Zirkulationsperioden in unseren Seen hingewiesen zu haben. In tiefen Seen sind gewöhnlich zwei wohlgeschiedene Wachstumsperioden zu bemerken, eine im Frühjahr und eine zweite im Herbst. In seichten Seen ist gewöhnlich ein Frühjahrsmaximum, aber nicht so regelmäßig ein Herbstmaximum. Dazwischen können wohl auch zuweilen noch weitere kleine Nebenmaxima in unregelmäßigen Intervallen auftreten, wenn der Wind das Wasser aufrührt, denn die wichtigsten Vorbedingungen für ein üppiges Diatomeenwachstum sind eben abgesehen von den entsprechenden Temperaturgraden genügende Mengen von Nitraten und freie Luftzirkulation: beide Bedingungen sind aber während der Perioden der Wasserzirkulation gegeben.

Wenn nun auch kein Zweifel darüber besteht, daß zu Ende jeder Wucherungsperiode die Diatomeen absinken, so ist noch nicht erklärt,

wie sie aus der Tiefe wieder emporsteigen, da bis heute bei ihnen noch keine Einrichtungen festgestellt werden konnten, die z. B. den Schizophyceen das Aufsteigen ermöglichen. Da Wellenbewegung und Zirkulationsströme nur in seichteren Seen oder an den seichteren Rändern der größeren Seen als Auftrieb wirken können, nimmt Wesenberg-Lund an, daß alle Diatomeen, die in der Seemitte über größeren Tiefen absinken, tatsächlich früher oder später zugrunde gehen und der Grundstock für ein nächstes Maximum immer nur von den seichteren Uferpartien der tiefen Seen geliefert werden kann. Wesenberg-Lund konnte beobachten, daß das Ansteigen der Kurve in seichten Seen rapid, in tiefen Seen aber sehr allmählich erfolgt, und zwar beginnt hier die Diatomeenwucherung zunächst am Ufer und schreitet in konzentrischen Kreisen gegen die Seemitte vor.

Die Chlorophyceen, in unseren Breiten im allgemeinen von untergeordneter Bedeutung, scheinen in Europa sowohl (nach Apstein, Schröter u. a.) wie in Nordamerika (Whipple, Marsh) gewöhnlich ihr einziges Maximum im Sommer zu erreichen (Fig. 225).



Fig. 225. Verlauf der Chlorophyceenvegetation in der Prager Wasserleitung. (Nach Ruttner.)

Auch die Peridineen erreichen ihr Maximum größtenteils in der warmen Jahreszeit.

Unter den Ceratien sind einige z. B. *Ceratium cornutum* im lac d'Annecy (le Roux) Winterformen, andere Sommerformen. Für das weitverbreitete *Ceratium hirundinella* scheinen eingipflige Kurven mit einem Maximum zur Zeit der höchsten Stagnation und Wassertemperatur die Regel zu sein; dieses *Ceratium* bedingt dann bisweilen

Trübung und gelblich-braune Verfärbung des Wassers und kann sogar zur Bildung einer Wasserblüte Veranlassung geben, wie z. B. im schottischen Loch Balnogown (Lishmore) im August. In höheren Breiten verschwindet *Ceratium* während des Winters, während es in südlichen Seen (Garda-, Caldonazzosee) auch in der kälteren Jahreszeit noch häufig im Plankton zu finden ist. Das Zurücktreten der Peridineen in den Seen der Tropen wird vielleicht mit dem Vorherrschen der Cyanophyceen in diesen Seen in Zusammenhang stehen, denen gegenüber die Peridineen nicht konkurrenzfähig genug sind.

Wenig einheitlich gestaltet sich der Kurvenverlauf von Dinobryon, das bald zum perennierenden Plankton gehört (Altwässer des Rheins nach Lauterborn), bald nur für längere oder kürzere Zeit im Plankton auftritt und dann verschwindet.

Synura uvella endlich möge als Beispiel eines Planktonten angeführt werden, der vielfach unter dem Eise, mitten im Winter also, sein Entwicklungsmaximum erreicht.

Unter den Rhizopoden, denen überdies bei der Planktonproduktion zumeist nur eine untergeordnete Rolle zugewiesen ist, dürfte *Difflugia hydrostatica* (Fig. 84) eine Sommerform sein. In den Montigglerseen ist sie von Juni bis August in großer Zahl vertreten, im September ein starker Rückgang zu konstatieren, und Ende Oktober ist sie nur noch ganz vereinzelt zu finden (Huber). Die Heliozoen scheinen mehr während der kühleren Jahreszeit im Frühling (auf Island) oder auch im Herbst bzw. Winter (dänische Seen und Alpenseen) zur größten Entfaltung zu kommen. Im Genfersee und lac d'Annecy scheint ihr Maximum mit dem der Dinobryen zusammenzufallen, von denen sie sich nähren.

Ähnliche Faktoren dürften auch die Produktionsmaxima gewisser Infusorien beeinflussen.

Die Rotatorien, neben den Krustern die wichtigsten Vertreter des Zooplanktons, sind in dänischen Seen nur während des Mai und Juni vorherrschend. Auch in den Altwässern der Donau bei Wien erreichen sie um diese Zeit ihr Hauptmaximum, dem im Herbst ein Nebenmaximum zu folgen pflegt (Fig. 226).

Im speziellen wird der Kurvenverlauf wesentlich durch die Art der Fortpflanzung bedingt. Ausgenommen *Notholca acuminata* und *striata* erreichen nach Wesenberg-Lund alle monocyclischen Rotatorien ihr Maximum während der höchsten Wassertemperaturen; die poly- und dicyclischen dagegen im Mai und im Herbst (September-Oktober), wobei das Frühlingsmaximum gewöhnlich zugleich das Hauptmaximum darstellt. Es fällt in die Zeit, da das Diatomeenmaximum

im Rückgang begriffen ist und das der Cyanophyceen und Ceratien noch nicht begonnen hat.

Auch die Größe der Wohngewässer ist auf den Kurvenverlauf nicht ohne Einfluß. Wesenberg-Lund machte diesbezüglich an größeren (Furesee) und kleineren (Vejle- und Soellerodsee) Seen, die ihr Wasser in den Furesee entleeren, folgende interessante Beobachtung. Spezies, die konstante Bewohner des zentralen Teiles der kleinen Seen und der pelagischen Region des Furesees sind, erreichen ihr Maximum in den kleineren Seen etwa 3 Wochen früher als im Furesee (*Polyarthra-, Triarthra-, Asplanchna*arten).



Fig. 226. Jahreskurve der Rotatorien in den Altwässern der Donau bei Wien. (Nach Steuer.)

In den großen Seen steigt ferner das Rotiferenmaximum am Ufer etwa um eine Woche früher an als im zentralen Teil. Diese Beobachtung spricht dafür, daß auch bei diesen Planktonten die neue Generation nur aus jenen Dauereiern hervorgeht, die am Schlusse der letzten Saison in Ufernähe abgesunken waren, während alle jene Keime, die in die größeren Tiefen der Seemitte gelangt sind, früher oder später zugrunde gehen. Durch die Frühlingsstürme werden mutmaßlich alljährlich die am Ufer geborenen Tiere in den See hinaus getrieben.

Wesentlich einheitlicher ist der Entwicklungsgang der Cladoceren. Namentlich in den nordeuropäischen Seen sind die wichtigsten Arten fast ausnahmslos Sommerformen und erreichen zur Zeit der höchsten Sommertemperatur ihr Maximum (so *Diaphanosoma brachyurum, Ceriodaphnia quadrata, Leptodora hyalina, Bythotrephes longimanus* u. a.), oder aber es lassen sich deutlich ein Frühlings- und ein Herbstmaximum unterscheiden, so bei *Bosmina coregoni*, bisweilen auch bei *Bosmina longirostris*. Jedenfalls setzt im Herbst die Sexualperiode ein, es treten Männchen auf, die Weibchen tragen Ephippien, und über Winter sind meist keine oder nur sehr wenige Individuen zu finden, wie z. B. von *Daphnia cucullata*.

Deutlich zeigt sich der Einfluß der Wärme auf den Gang der Entwicklung, indem z. B. bei *Diaphanosoma brachyurum* die Sexualperiode in wärmeren Jahren reichlicher ausfällt als in kühlen.

Je weiter wir nach Süden gehen, desto länger währt im allgemeinen die Schwärmzeit; auch der Beginn der Sexualperiode erfährt mitunter eine Verschiebung.

Unter den Cyclopiden sind *Cyclops leuckarti* und *oithonoides* jedenfalls Sommerformen mit einem Produktionsmaximum, das in die Zeit von April bis Juli fällt. Nach Wolf kommen sie allerdings in einigen Seen erst im Herbst zur Herrschaft und treten dann an die Stelle des im Sommer in großer Volksstärke auftretenden *Cyclops strenuus*.

Indessen müssen wir jetzt, wie wir schon früher (s. S. 145) ausführten, bei diesem Copepoden gewisse biologische Varietäten unterscheiden. Eine „rein pelagische Form“, wie sie z. B. im Bodensee vorkommt, weist nur eine Fortpflanzungsperiode, meist im Mai, auf, eine zweite „Form kleiner Seen und Teiche“ kommt in 6 jährlichen Generationen sechsmal zu maximaler Entwicklung. Interessant ist die Zeitdauer, in der die einzelnen Maxima aufeinander folgen, was aus folgender Tabelle ersichtlich ist:

1.	Maximum	19. März	1902	43 Tage
2.	„	1. Mai	„	57 „
3.	„	27. Juni	„	52 „
4.	„	18. August	„	40 „
5.	„	27. September	„	98 „
6.	„	3. Januar	1903	75 „
1.	„	19. März	?	

Frühjahr und Herbst bieten somit die günstigsten Entwicklungsbedingungen, eine kleine Hemmung tritt in den Sommermonaten ein, und durch die winterlichen Verhältnisse wird die Entwicklung am bedeutendsten verzögert.

Unter den Centropagiden möchte ich vor allem den so häufigen *Diaptomus gracilis* als Beispiel einer typisch dicyclischen Form anführen, wenngleich wir das ganze Jahr hindurch gewöhnlich geschlechtsreife Individuen antreffen — wenn nicht im freien Wasser, so doch in Ufernähe. In der Regel ist das Frühlingsmaximum das bedeutendere und pflegt in die Zeit von April bis Juli zu fallen. Die Entwicklung des Nebenmaximums kann sich vom September an bis in den April verschieben. Wechselnde Nahrungsverhältnisse, insbesondere plötzliche, mächtige Entfaltung mancher Diatomeenarten mitten im Winter mögen die Zeit bestimmen, wann das zweite Maximum einsetzt, und vielleicht auch seine wechselnde Höhe veranlassen. Der einzige tropische *Diaptomus,* über dessen Lebenslauf wir einiges wissen, *Diaptomus annae* aus dem Colombosee auf Ceylon, erscheint während der Regenzeit im Mai, vielleicht schon etwas früher, nimmt mit Abnahme des Regens an Zahl zu, wird aber schon zur Zeit der größten Trockenheit wieder seltener (Apstein).

Wir haben im vorhergehenden den Verlauf der Jahreskurven einiger Limnoplanktonten kennen gelernt. Aus der Vereinigung der Kurven aller seiner Komponenten müssen wir die Produktivitätskurve des gesamten Planktons für einen bestimmten See oder Seeabschnitt erhalten. Indessen wurden solche Kurven bisher fast ausnahmslos nicht durch Zählungen der einzelnen Formen, sondern auf dem einfacheren Wege durch Bestimmung des Rohvolumens gewonnen. Die Maxima, die sie anzeigen, beziehen sich meist auf die Maximalentwicklung des Phytoplanktons, und da dieses als „Urnahrung" der übrigen Vertreter des Limnobios von größter Wichtigkeit ist, genügen auch solche Rohvolumenkurven in Verbindung mit einem genauen Planktonkalender vielfach, um annähernd ein richtiges Bild vom Stoffwechselkreislauf eines Sees zu geben.

So zeigt z. B. die Kurve des Zürichsees (Fig. 227) zwei Maxima: das eine gegen Ende des Winters und zu Beginn des Frühlings, das andere im Spätsommer bzw. zu Beginn des Herbstes. Die Minima fallen dementsprechend an den Beginn des Winters bzw. ins Frühjahr und an den Sommeranfang.

Sehr schön ist hier zu sehen, in welcher Weise das Auftreten der einzelnen Phytoplanktonten den Verlauf der Jahreskurve bestimmt. So ist das Maximum vom 2. Dezember 1900 durchaus ein Oscillatorienmaximum, das vom 16. August ein Maximum von *Fragilaria,* das vom 30. September ein solches von *Tabellaria.* Das große Frühlingsmaximum ist bedingt durch die aufeinanderfolgenden Maxima von *Oscillatoria, Asterionella* und *Tabellaria.* Lozeron hat ferner Beziehungen zwischen

dem Kurvenverlauf und der Thermik des Sees aufgedeckt, und es ergab sich dabei folgendes: das erste Maximum korrespondiert mit dem Ende der Zirkulationsperiode und dem Beginn der Stratifikation, das zweite mit dem Ende der Stratifikation. Die Minima finden sich beim Beginn der Periode der großen Zirkulation und beim Beginn der Stratifikation.

Daß namentlich systematisch einander nahestehende Planktonten nicht zur selben Zeit in ihre Perioden stärkster Vermehrung eintreten, sondern daß ihre Produktionsmaxima in einem mehrminder bestimmten Rhythmus aufeinanderfolgen, spricht für die streng durchgeführte Ökonomie im Haushalte des Limnobios; wir sehen dieses Prinzip in schönster Weise bei der Produktion der wichtigsten Zooplanktonten, der Krebse, durchgeführt.

Der Greenlake beherbergt zwei *Diaptomus*-Arten, *D. minutus* und *sicilis*, von denen der erstere in den Monaten Juli bis Dezember, der zweite von Ende September oder Anfang Oktober bis Anfang Juli gefunden wird.

Auch im deutschen Titisee (in Baden) alternieren die Fortpflanzungszeiten der beiden dort vorkommenden Diaptomiden (*D. denticornis* und *laciniatus*).

Bei der großen Verschiedenheit, die das Limnoplankton in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht aufweist, ist zu erwarten, daß auch der Verlauf der Jahreskurve in den einzelnen Seen sich recht verschieden gestalten wird. Trotz dieser Verschiedenheiten dürfte es mit der Zeit möglich werden, aus

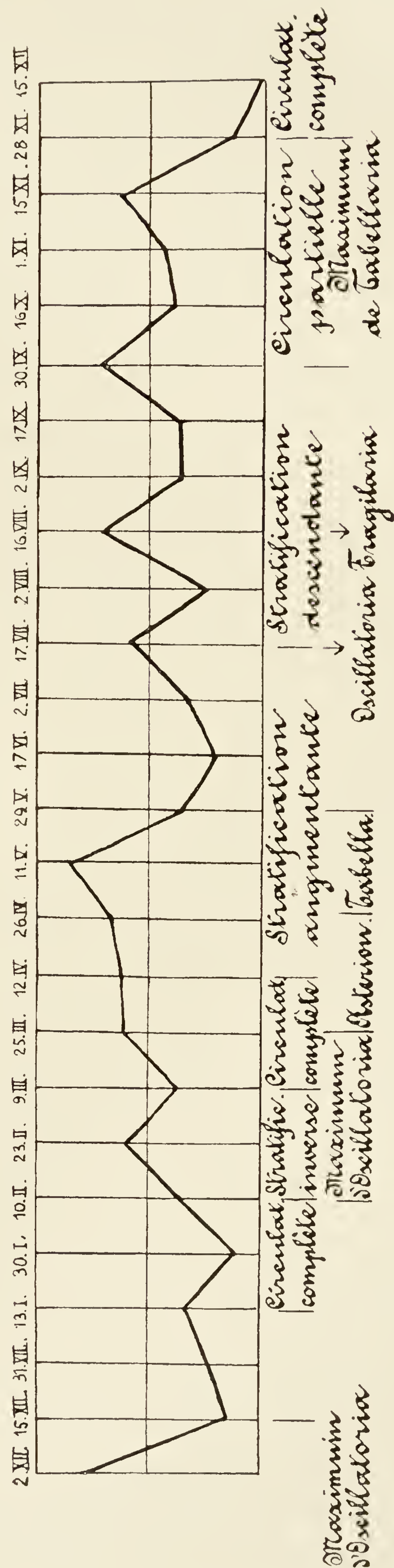


Fig. 227. Planktonkurve des Zürichsees. (Nach Lozeron.)

dieser scheinbar gesetzlosen Vielheit Gesetze von allgemeinerer Geltung abzuleiten.

Da, wie früher mitgeteilt wurde, zur Zeit des Wasserfrühlings zahlreiche Planktonten vom Ufer her gegen die Seemitte vordringen, weil sie im seichten Uferwasser geboren wurden, müssen wir annehmen, daß auch Maximalwerte der Planktonproduktion zuerst in Ufernähe zur Beobachtung kommen. Das ist nun auch tatsächlich der Fall. Yung hat gezeigt, daß am Genfersee das Frühlingsmaximum in der Nähe von Genf über 30 m tiefem Grund im Jahre 1898 Ende Mai entstand, bei Montreux dagegen über 130 m Tiefe erst Mitte Juni nachweisbar war.

Aus dem Vorstehenden wird verständlich, in welchem Grade die Art der Zusammensetzung des Planktons, speziell des Phytoplanktons, den Verlauf der Gesamtplanktonkurve beeinflußt. Im allgemeinen wird eine reichliche Schizophyceenflora, gar wenn sie zur Bildung der Wasserblüte führt, eine Verlegung der maximalen Planktonproduktion nach der warmen Jahreszeit, reiche Diatomeenflora dagegen eine solche nach der kühleren Zeit bedingen. Nun spielen Schizophyceen als Warmwasserformen sowohl in nordischen wie in Alpenseen eine untergeordnete Rolle; folglich werden die Produktionmaxima hier hauptsächlich durch die Wucherungsperioden ausgesprochener Kaltwasserformen hervorgerufen werden. Im Neuenburgersee, in dessen Plankton nur *Asterionella, Fragilaria, Cyclotella* und *Dinobryon* quantitativ in Betracht kommen, beobachten wir einen nicht unbedeutenden Anstieg der Kurve im Dezember, und dasselbe Phänomen zeigt auch der Genfersee (Fuhrmann, Yung). Später aber, im Juli und August, wird in beiden Seen ein Tiefstand der Planktonproduktion erreicht zu einer Zeit, da in den Schizophyceenseen der norddeutschen Tiefebene die Jahreskurve ihr Maximum zu erreichen pflegt (Fig. 228).

Rein theoretisch betrachtet sollte in höheren Breiten in Anbetracht des lange dauernden Winters die Planktonkurve von ihrem entsprechend ausgedehnten Tiefstand sich während des kurzen Sommers, also nur einmal im Jahre, zu einem Maximum erheben und dann alsbald zum Winterminimum wieder abfallen. Das wäre tatsächlich auch der Fall, wenn nicht bisweilen das Vortreten extremer Kaltwasserformen eine Ausdehnung der Produktion gegen den Winter zu ermöglichen würde. Indessen ist es auffallend, daß überall dort, wo im Plankton reichlich Warmwasserformen vorkommen, die Jahreskurve tatsächlich nur zu einem Maximum ansteigt, wie vielfach in den holsteinischen und westpreußischen Seen. Dabei sind, nebenbei bemerkt, Aufstieg und Abfall meist auffallend steil.

In südlicheren Breiten wird sich notwendigerweise die Phase reger Produktion auf eine längere Zeit erstrecken können.

Allerdings kann, wie leicht einzusehen, die Planktonproduktion nicht allzulange in maximaler Höhe fortbestehen; namentlich die rasch aufgebrauchten Baumaterialien des Phytoplanktons, nicht minder die über das Optimum ansteigende sommerliche Wasserwärme, die lange dauernde Sommerstagnation setzen nicht nur der weiteren Vermehrung ein Ziel, sondern bedingen geradezu einen Abfall der Planktonkurve zu einem Minimum, das zuweilen bis zum Tiefstand des Winterminimums herabsinken kann und gewissermaßen die Sommerruhe der Planktonten zum Ausdruck bringt. Hand in Hand damit geht aber zugleich gewöhnlich eine Verschiebung des (einzigen) Mittsommermaximums gegen die kühlere Frühlingszeit, und wir können somit von einem Frühlingsmaximum sprechen. Ein langer, günstiger Herbst erzeugt dann gewöhnlich noch eine zweite Steigerung der Produktion im Herbst, das Herbstmaximum. Vielfach ist es unbedeutend wie ein letztes Aufflackern eingeschläferten Lebens.

Über den Verlauf der Jahreskurven des Planktons in den Seen der Tropen fehlen uns noch genauere Daten. Nach den bisherigen Angaben läßt sich immerhin so viel mit Sicherheit feststellen, daß auch in diesen Seen eine jährliche Häufigkeitsschwankung existiert. Spärliches Material liegt auch bezüglich der Frage vor, in welcher Weise die Jahreskurve in den einzelnen Jahrgängen variiert. Die Ursachen dieser Schwankungen sind etwa folgende:

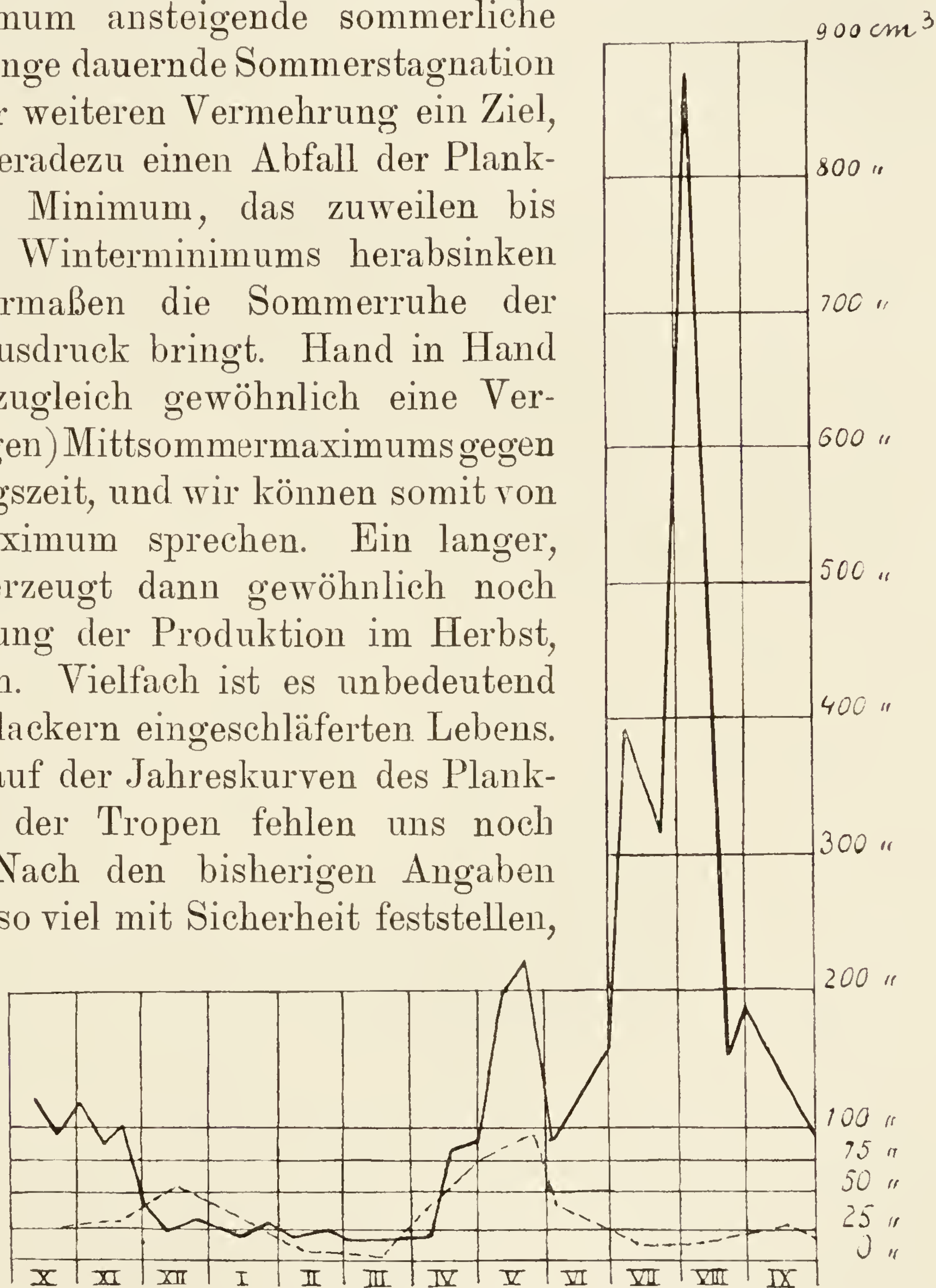


Fig. 228. Kurven für das Planktonvolumen aus 40 m Tiefe aus dem Plöner- und Neuenburger See. (Nach Fuhrmann.)
——— Plöner See 1895—1896; ·········· Neuenburger See 1897—1898.

Zunächst ist schon die qualitative Zusammensetzung des Planktons durchaus nicht allzeit genau dieselbe, und dies wird vor allem auf Niveauschwankungen der Seen zurückzuführen sein. Eine Vermehrung der Wassermassen durch Stauung wird nach unseren bisherigen

Erfahrungen wohl eine Verarmung des Limnoplanktons zur Folge haben, eine allmähliche Verlandung dagegen eine Anreicherung bedingen.

Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die schon durch viele Jahre fortgesetzten Untersuchungen der Schweizer Planktologen am Zürichsee. In ihm ist *Tabellaria fenestrata* erst im Jahre 1896 zum ersten Male aufgetreten und hat sich sofort mit großer Geschwindigkeit in ihm vermehrt. Im Jahre 1899 stellte in demselben See Heuscher das Vorkommen von *Daphnia cucullata* fest, einer Cladocere, die man vorher dort nie gesehen hatte. Im ersten Jahre war sie noch recht selten, im Frühjahr 1900 schon viel zahlreicher, im November desselben Jahres überstieg sie schon an Zahl die hier heimische *Daphnia hyalina.* Im Jahre 1901 hatte sich der Eindringling bereits so stark vermehrt, daß er im September nahezu die Gesamtheit des Zooplanktons darstellte; es waren neben ihm nur wenige andere Cladoceren oder Copepoden zu finden (Lozeron). Besonders scheint die Produktion der *Daphnia hyalina* durch die Invasion der zwar kleineren, aber widerstandsfähigeren und lebhafteren *Daphnia cucculata* beeinträchtigt worden zu sein.

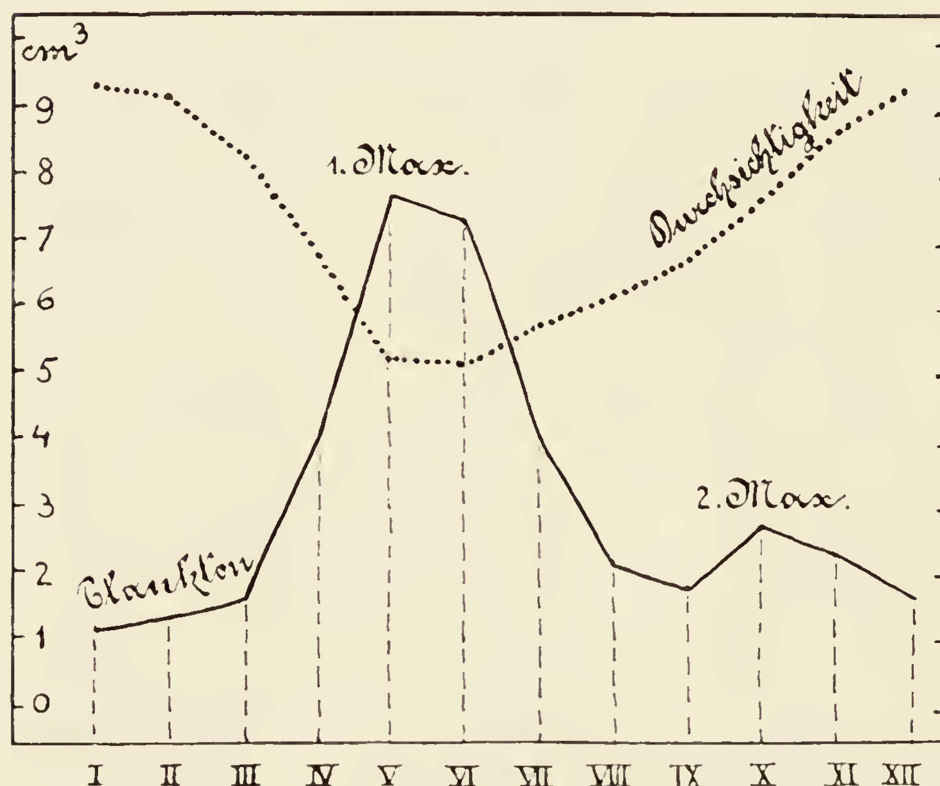


Fig. 229. Planktonquantität und Transparenz des lac d'Annecy in den einzelnen Monaten auf Grund zehnjähriger Beobachtungen. (Nach Le Roux.)

Ein Seitenstück ist der württembergische *Diaptomus gracilis* der sich nach Wolf in den Teichen der nächsten Umgebung Stuttgarts sicher „erst seit wenigen Jahren angesiedelt haben kann". Solche Veränderungen in der Zusammensetzung des Planktons können auf den Verlauf der Jahreskurve nicht ohne Einfluß bleiben.

Ein weiterer bedeutungsvoller Faktor sind klimatische Verhältnisse. Wir können „gute" und „schlechte" Planktonjahre unterscheiden, Jahre, in denen die Planktonkurve offenbar in normaler Weise abläuft, und solche, wo abnorme Witterungsverhältnisse auch Störungen in der Planktonproduktion zur Folge haben. Le Roux hat sich der dankenswerten Mühe unterzogen, die Rohvolumenkurve des wiederholt

erwähnten lac d'Annecy durch 11 Jahre, von 1895—1905, aufzunehmen. Wir sehen da zunächst abnorme, fast eingipflige Kurven (1903).

Im Jahre 1901 ist das Nebenmaximum kaum angedeutet, im folgenden Jahre etwas deutlicher, recht erheblich im Jahre 1897, dem Frühlingsmaximum nahezu gleich im Jahre 1898.

Zum mindesten haben solche, über viele Jahre ausgedehnte quantitative Untersuchungen den einen Wert, uns von der Planktonproduktion solcher Seen gute Mittelwerte zu geben (Fig. 229).

2. Planktonkalender und Jahreskurve des Haliplanktons.

So wie im Süßwasser läßt sich auch im Meere durch fortgesetzte Beobachtung die temporale Planktonverteilung feststellen. Wir bemerken, daß auch im Meere im Laufe eines Jahres Arten verschwinden und durch andere ersetzt werden, während manche Formen jahraus jahrein zu finden sind, daß auch im Haliplankton der Einfluß der Jahreszeiten sich geltend macht, und der Rhythmus im Auftreten und Verschwinden einzelner Planktonten ein mehrminder gesetzmäßiger ist.

Nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht läßt sich eine gewisse Regelmäßigkeit feststellen.

Über die Untersuchungsergebnisse der Kieler Biologen in der westlichen Ostsee berichtet z. B. Schütt: „Die eine Form kommt, wächst und verschwindet dann wieder von der Oberfläche und macht einer anderen Form Platz, welche nun für ihre Zeit die Herrschaft behauptet, um dann auch wieder zu weichen, und dieses Spiel wiederholt sich Jahr um Jahr mit derselben Regelmäßigkeit, wie alle Frühjahre die Bäume grün werden und im Herbst ihr Laub abwerfen; und mit ebenso zweifelloser Sicherheit, wie die Kirschen vor den Sonnenblumen blühen, so erreichen auch die Skeletonemen ihren jährlichen Kulminationspunkt früher als die Ceratien. Zwar treten auch hier, wie auf dem Lande, in den verschiedenen Jahreszeiten Verschiedenheiten zutage: in dem einen Jahre ist die Ernte größer, in dem anderen kleiner, in dem einen etwas früher, in dem anderen etwas später, aber der Grundcharakter der Periodizität kann durch diese kleinen Verschiebungen nicht aufgehoben werden. So ist es im Wasser wie auf dem Lande; Schwankungen im kleinen und Gesetzmäßigkeit im großen hier wie dort."

Unter den Phytoplanktonten sind die Diatomeen, wie wir früher gehört, vielfach Kaltwasserformen, die im Triester Golf nicht selten im Winter ein „monotones Plankton" erzeugen, das von den Fischern

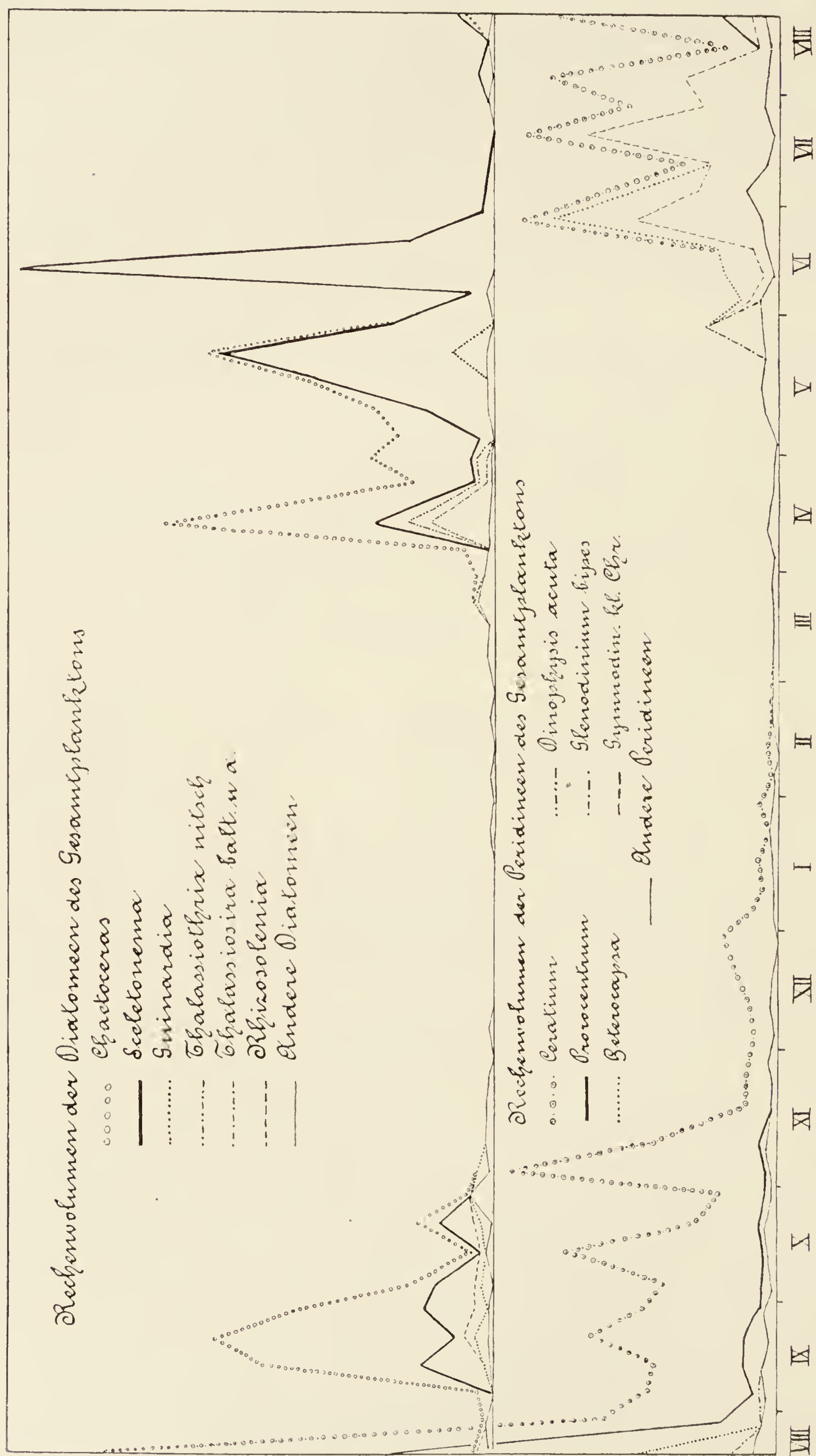


Fig. 230. Massenentwicklung der Planktonpflanzen in der Kieler Bucht. (Nach Lohmann.)

sehr treffend wegen seines gelblichen, flockigen Aussehens „Limonata“ genannt wird. Aber auch in der warmen Jahreszeit (Juni, Juli) treten die Phytoplanktonten bisweilen stark in den Vordergrund, ja sie können sogar ähnlich wie im Winter ein typisches monotones Plankton bilden. „Ihr Auftreten läßt sich (meint Gran) am besten erklären, wenn man annimmt, daß irgendein wichtiger Nährstoff durch die reiche Wucherung der Diatomeen so schnell verbraucht wird, daß das Gleichgewicht gestört wird und die Diatomeen eine Zeit ruhen müssen, bis wieder neue Nährstoffe zugeführt werden. Dicht an der Küste sind ja immer Sporen vorhanden, die sofort die günstigen Entwicklungsbedingungen benutzen können, und hier wird wohl auch eine lebhafte Zufuhr der verschiedenen Nährstoffe vom Lande selbst und durch den Stoffwechsel der litoralen Organismen stattfinden.“

Ähnlich wie im Süßwasser machen sich die Diatomeenwucherungen auch im Meere zunächst in Landnähe bemerkbar und schieben sich von da langsam gegen die Hochsee vor. Während z. B. in den Nordmeeren die neritischen Diatomeen schon im März aufblühen, finden wir im offenen Ozean erst Mitte Mai eine lebhafte Wucherung der Diatomeen, die in der Shetlandrinne beginnt und sich von da schnell gegen Norden und Westen fortsetzt. Im Laufe des Sommers hält sich ein Diatomeenmaximum immer im Grenzgebiet zwischen den atlantischen und arktischen Wasserschichten, während ozeanische Diatomeenwolken von verschiedener Zusammensetzung längs der norwegischen Küstenbänke auftreten und verschwinden können.

Zu Anfang des Herbstes, im September, beginnt eine allgemeine Verödung der arktischen Grenzgebiete, und erst im nächsten Mai nimmt die Diatomeenentwicklung wieder mit gewaltiger Schnelligkeit ihren Anfang.

Im allgemeinen kann als Regel gelten, daß die Diatomeen an der nordischen Küste jährlich 2 Hauptmaxima haben, eines im Frühling, eines im Herbst (Fig. 230). Im grönländischen Karajakfjord scheint aber nach den Untersuchungen Vanhöffens nur ein Maximum vom Mai bis anfangs September vorzukommen. Je weiter wir nach Süden vorschreiten, desto früher tritt das Frühlingsmaximum, desto später das Herbstmaximum ein (Fig. 231).

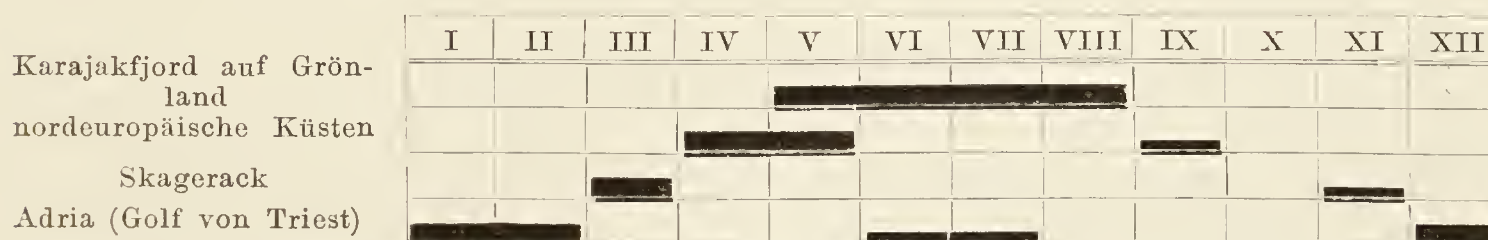


Fig. 231. Schematische Darstellung der temporalen Verteilung der Diatomeenmaxima in nördlichen und südlichen Meeren.

Dieses nach dem Süden zu stetige Auseinanderweichen der Diatomeenmaxima muß notwendigerweise dahin führen, daß es irgendwo im Süden zu einer Vereinigung der beiden Maxima mitten im Winter kommt, und das scheint auch im Mittelmeer (Adria) tatsächlich der Fall zu sein. Zugleich hat es den Anschein, als ob sich hier eine zweite, freilich noch schwache Diatomeenwucherung in der Zeit von Juni bis Juli einschieben würde.

Im Sommer kommen auch im Meere die Schizophyceen zur Vorherrschaft, und ihnen folgt im Herbst das zweite Maximum der Diatomeen.

In der Kieler Bucht schließt sich das Peridineenmaximum unmittelbar an das Frühlingsmaximum der Diatomeen an (Fig. 230 unten) und findet erst im Spätherbst seinen Abschluß; im speziellen folgen *Glenodinium bipes* (Ende Mai), *Heterocapsa* (Ende Juni), *Gymnodinien* (Juli), *Prorocentrum* (August) aufeinander; den Abschluß bildet das Produktionsmaximum von *Ceratium*.

Es ist nun sehr lehrreich, den Parallelismus zu verfolgen, der zwischen der geographischen Verbreitung der einzelnen Arten und dem Zeitpunkt der maximalen Entwicklung besteht. Gran berichtet über die Peridineen des norwegischen Nordmeeres diesbezüglich folgendes: „Die südlichen Arten, die ihr geographisches Maximum an der Südgrenze des Gebietes haben, haben ihr jährliches Maximum überall, wo sie innerhalb des Gebietes vorkommen, in den wärmsten Monaten des Jahres (August, September). Die nördlichen Arten aber (*Ceratium longipes* usw.), deren südliche Grenze von der Südgrenze des Gebietes nicht weit entfernt ist, verhalten sich wesentlich anders. Ihr geographisches Maximum liegt innerhalb des Gebietes, im zentralen Teile desselben, und ihr jährliches Maximum tritt in der Nähe ihrer Südgrenze im Frühjahr ein (Mai-Juni), je weiter man aber gegen Norden kommt, desto genauer fällt ihr Maximum mit dem jährlichen Temperaturmaximum zusammen. Dasselbe gilt für die wenigen rein arktischen Formen (*Ceratium arcticum*).

Die nördlichen Vorposten der Peridineen stören also, trotzdem sie für niedrigere Temperaturen abgestimmt sind als ihre Genossen und darum bei niederen Temperaturen besser konkurrenzfähig sind, doch nicht unsere klare Vorstellung über die Verbreitung der ganzen Ordnung."

Unter den Protozoen verdienen die Radiolarien auch bezüglich ihrer temporalen Verbreitung an erster Stelle genannt zu werden.

Die Acanthometriden des Triester Golfes (Fig. 232) liefern ein schönes Beispiel für regelmäßiges Auftreten und Verschwinden. In den Nordmeeren spielen die Radiolarien eine unbedeutende Rolle.

Nach den Ergebnissen der deutschen Südpolar-Expedition steigt in der Antarktis zur Zeit des Diatomeenmaximums im Südsommer und Südherbst auch die Zahl der Radiolarien am höchsten, während des Polarwinters geht ihre Zahl tief hinunter.

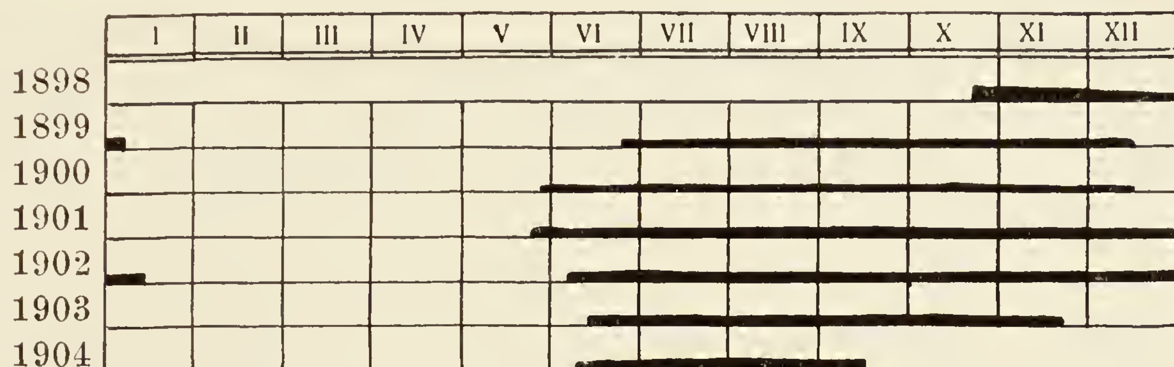


Fig. 232. *Acantharia.*

Unter den acraspeden Medusen des Triester Golfes ist *Nausithoë punctata* eine ausgesprochene Sommerform, die übrigen Acalephen sind im Triester Golf fast ausnahmslos ausgesprochene Kaltwasserformen, die im Sommer fehlen.

Auch die craspedoten Medusen sind größtenteils Winterformen oder doch um diese Zeit am zahlreichsten, während sie in identischen oder verwandten Arten in den Nordmeeren größtenteils in der warmen Jahreszeit zu schwärmen scheinen.

Dasselbe gilt im allgemeinen wohl auch von den Siphonophoren und Ctenophoren.

Zeitlich scharf begrenzt ist die Schwärmzeit der Triester *Polygordiuslarve, P. triestinus* (Fig. 233). Um so auffallender ist das Auftreten vereinzelter Larven im August und Oktober. Tatsächlich

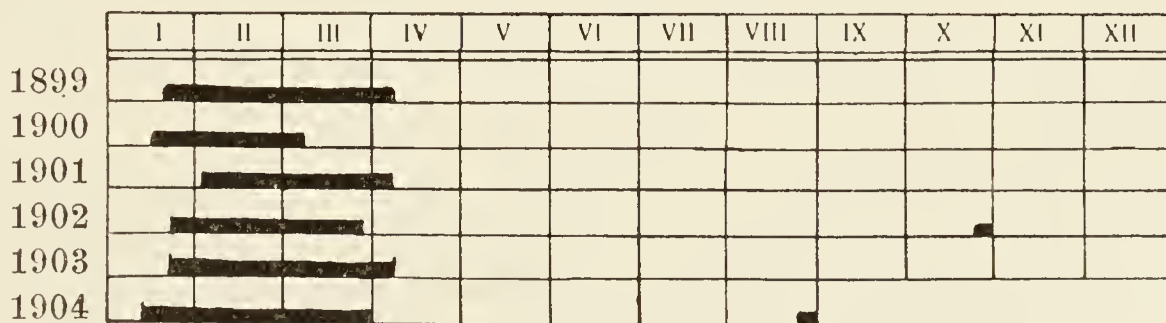


Fig. 233. Polygordiuslarve.

handelt es sich hier um die Schwärmzeit der Larve einer anderen, im geschlechtsreifen Zustande im Golf noch nicht entdeckten Art, des *Polygordius appendiculatus,* dessen Larve auch um Helgoland zur selben Zeit schwärmt.

Wir sehen, daß die genaue Verfolgung der Larven-Schwärmzeit zur Auffindung neuer Benthosformen führen kann. Auffallend ist, daß die Larven vom „Nordseetypus“, zu denen die von *Polygordius appen-*

diculatus gehören, nirgends in so großen Mengen schwärmen wie die Larven des „Mittelmeertypus" (Woltereck).

Diese wenigen Beispiele mögen genügen. Die bisherigen Untersuchungsergebnisse bezüglich der Haliplanktonverteilung lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Die gegenwärtig vorliegenden Planktonkalender sind durchaus durch längere Beobachtungen des Planktons an der Küste gewonnen worden. Über die jahreszeitlichen Veränderungen des Planktons auf hoher See, namentlich in nördlichen Breiten, ist noch recht wenig bekannt.

2. Soviel sich aus den vorliegenden Daten schließen läßt, sind die Ursachen temporaler Verschiedenheiten des Hochseeplanktons an fixen geographischen Positionen in erster Linie auf Strömungen zurückzuführen, die je nach den Jahreszeiten bestimmten Veränderungen unterworfen sind. Die Ursachen der temporalen Verschiedenheiten des rein neritischen Planktons sind dagegen hauptsächlich biologischer Natur, indem die Mehrzahl der Küstenplanktonten eine kürzere oder längere Zeit, wie wir früher weiter ausgeführt, ein Bodenleben führen muß (als Cysten, Dauereier oder als Geschlechtsform usw.). Die Zeit des Auftretens und Verschwindens, die Dauer der Schwärmperiode wird von äußeren Faktoren (Temperatur, Salzgehalt usw.) bestimmt, so wie auch der Zeitpunkt der maximalen Produktion von chemisch-physikalischen Faktoren (vertikale Strömungen, sog. Auftriebströmungen usw.) reguliert wird.

3. Für die Mehrzahl der neritischen Planktonten ist der Frühling die Zeit, in der das planktonische Leben für längere oder kürzere Zeit aufgenommen wird, und der Winter die Zeit der Ruhe, des Benthoslebens. Das gilt vorzüglich für das Küstenplankton der Nordmeere. Mit dem Vorschreiten nach dem Süden macht sich immer deutlicher eine zweite Schwärmzeit im Herbst bemerkbar.

4. Das periodische Auftreten der auf der Hochsee notwendigerweise perennierenden ozeanischen Planktonten an den Küsten hängt wohl größtenteils davon ab, wann das Küstenwasser am gründlichsten mit frischem Hochseewasser vermischt wird. Die ausgiebigste Vermischung findet offenbar im Triester wie im Neapler Golf im Winter statt. Erst in zweiter Linie werden dabei auch biologische Momente in Frage kommen (vertikale Schichtung und vertikale Wanderung der Hochseeformen). In den Nordmeeren liegen die Dinge ähnlich. Das Plankton des Ekaterinenhafens im Barentsmeer z. B. ist nach Linko im Sommer neritisch und verwandelt sich gegen Ende des Jahres allmählich in ein ozeanisches, mit beigemengten atlantischen Formen. Diese im Herbst einsetzende Veränderung des Küstenplanktons erklärt

sich, was das Auftauchen von ozeanischen Formen betrifft, durch die Abnahme des Süßwasserzuflusses zu dieser Jahreszeit. Das Auftreten der atlantischen Warmwasserformen dagegen läßt sich aus dem nach den Jahreszeiten verschieden weit reichenden Einfluß des Golfstromes erklären.

5. Je nachhaltiger und gleichmäßiger irgendein Küstenpunkt unter dem Einflusse eines vorbeiflutenden Meeresstromes steht, desto mehr wird sein Plankton mit ozeanischen Formen untermischt sein; je mehr ozeanische Formen das Plankton an jener Küstenstrecke beigemengt enthält, desto größer wird der Prozentsatz jener Arten sein, die perennierend sind oder nur für kurze Zeit verschwinden.

Wir sehen, wie sehr das Bild, das uns ein Planktonkalender gibt, von den topographischen Verhältnissen der Küste abhängig ist. Ihnen ist es vielfach zuzuschreiben, wenn die Planktonkalender nahe gelegener Küstenorte erhebliche Verschiedenheiten zeigen: bewachsene Flachküsten werden ein Vortreten neritischer, in ihrer Schwärmzeit mehrminder begrenzter Planktonten, kahle Steilküsten das Vorherrschen ozeanischer perennierender Planktonten begünstigen; geradlinig verlaufende ungegliederte Küsten lassen das ozeanische Plankton ungehindert vor sich vorbeiziehen, tief einschneidende Buchten werden vielfach wie Fallen wirken und eine temporäre Anschoppung namentlich größerer Planktonten (Quallen, Salpen) bedingen.

6. Es haben sich einige für das neritische und ozeanische Plankton besonders charakteristische Formen auffinden lassen, die uns als „Leitformen“ über den Charakter der Strömungen an den Küsten ebensogut wie auf der hohen See Aufschluß geben können.

7. Unter den neritischen Planktonten müssen wir zwischen den lokalen, an dem Orte unserer Beobachtungen einheimischen und durch Strömungen importierten unterscheiden. Diese Unterscheidung wird uns möglich, wenn wir zur Schwärmzeit der einzelnen Arten auf das Alter der Individuen achten, was namentlich bei vielen neritischen Larvenformen leicht festzustellen ist, wenn wir gleichzeitig nachsehen, wann die betreffenden benthonischen Geschlechtsformen abgelaicht haben. Die zuerst auftretenden Larven sind klein, eben ausgeschlüpft, die letzten stehen meist schon vor dem Übergang zum Benthosleben. Haben wir uns nun durch Untersuchung der Gonaden überzeugt, daß tatsächlich alle Elterntiere des Untersuchungsgebietes, von denen diese Larven stammen, abgelaicht haben, und treten neuerdings kleine Larven auf, die nicht von säumigen Laichern stammen können, so müssen sie von anderen Punkten durch Strömungen importiert worden sein. Es zeigt sich, daß die Laichzeiten selbst an nahe gelegenen Örtlich-

keiten recht erheblich differieren können; sie genauer festzustellen, ist namentlich bei Nutzfischen nicht unwesentlich.

Wenn wir nun das Plankton eines Meeresgebietes als Ganzes betrachten, können wir nach solchen Gesichtspunkten mit Aurivillius zwei Formenkategorien in demselben unterscheiden:

a) allogenetisches Plankton, das sind solche Formen, welche von mehr oder weniger entfernten Gegenden eingewandert, nur während eines kürzeren oder längeren Teils des Jahres an der Oberfläche oder in tieferen Schichten auftreten, ohne sich einzubürgern;

b) endogenetisches oder autogenetisches Plankton, das sind solche Formen, die sich in dem betreffenden Meeresabschnitt so eingebürgert haben, daß sie dort jährlich in beträchtlicher Menge erzeugt werden.

8. Eine schon bei Besprechung der temporalen Verteilung des Limnoplanktons konstatierte Tatsache findet beim Haliplankton vielfach ihre Bestätigung, ich meine die Eigentümlichkeit, daß nahe verwandte neritische Planktonten ihre Schwärmzeit auf verschiedene Zeiten verlegt haben (*Evadne* und *Podon*, *Polygordius*-Larven des „Nordsee-“ und des „Mittelmeertypus“).

9. Schließlich hat sich in vielen Fällen eine Verschiebung des Anfangs der Schwärmzeit mit der Zunahme der geographischen Breite nachweisen lassen. Sie kann selbst an verhältnismäßig nahe gelegenen Küstenorten festgestellt werden. Ein Vergleich der Planktonkalender von Triest und dem südlicher gelegenen Rovigno für das Jahr 1902 ergibt z. B. als Beginn der Schwärmzeit der *Polygordius*-Larve in Rovigno den 8. Januar, für Triest den 20. Januar. Die Larven schwärmten in Rovigno 73, in Triest 67 Tage.

So wie das Limnoplankton wird auch das Haliplankton in hohen Breiten wegen der langen Winterruhe sich nur einmal im Jahre in maximaler Entwicklung befinden. Tatsächlich zeigt die Planktonkurve des Karajakfjordes nach dem Eisbruch im Mai ein steiles Ansteigen und von Anfang September einen noch steileren Abfall, um anfangs Oktober schon, lange vor dem Eisabschluß des Golfes, das Winterminimum zu erreichen. In der Kieler Bucht veranlassen nach den Untersuchungen von Apstein, Brandt und Lohmann die Diatomeen ein Frühlingsmaximum, das je nach den Jahren auf Mitte März, April oder Anfang Mai fällt. „Im August oder September wird in mehr oder weniger ausgesprochener Weise noch ein zweites durch Diatomeenwucherung hervorgerufenes Maximum angetroffen, das aber stets geringer ist als das im Frühjahr.“

Kapitel IX.

Die Bedeutung des Planktons im Haushalte der Natur.

„Die Woge stand und rollte dann zurück,
Entfernte sich vom stolz erreichten Ziel;
Die Stunde kommt, sie wiederholt das Spiel —
Sie schleicht heran an abertausend Enden,
Unfruchtbar selbst, Unfruchtbarkeit zu spenden."
Goethe, Faust, II. Teil.

Die Verse Goethes geben die Anschauungen einer Zeit wieder, in der man noch nicht im entferntesten daran gedacht hatte, das Wasser auf seinen Gehalt an Organismen in systematischer Weise zu untersuchen. Schreibt doch selbst der junge Ch. Darwin noch auf seiner Weltreise sichtlich enttäuscht: „Welches sind die gerühmten Herrlichkeiten des grenzenlosen Ozeans? Eine langweilige Wüste von Wasser, wie es der Araber nennt."

Aus der Vorstellung der organismenleeren Wasserwüste hat sich mit dem Fortschreiten der Planktonkunde allmählich die weit zutreffendere einer oft geradezu überreich mit Tieren aller Art bevölkerten Wasserwiese herausgebildet. Freilich ist das „Gras" dieser Wiese mikroskopisch klein; dafür sind die Planktonpflanzen den Landpflanzen gegenüber in einigen Beziehungen im Vorteil: sie sind gegen Dürre, Kälte und Sturm geschützt. Jede einzelne Zelle ist ein freies Individuum, sie kann für sich allein leben und sich vermehren. Bei den meisten Landpflanzen ist es nur eine beschränkte Anzahl von Zellen, die das Wachstum besorgt, dagegen erhält sich bei ihnen oft die Produktion vieler Jahre, während die Planktonpflanzen sich nicht jahrelang erhalten, sondern in sehr kurzer Frist als solche vergehen und sich nur in der Form ihrer Nachkommen und Keime erhalten. Man darf also eigentlich nur den Jahreszuwachs auf dem Lande mit der Produktion des Meeres vergleichen, wobei der Unterschied etwas weniger groß ausfallen dürfte als bei der einfachen direkten Vergleichung (Hensen und Apstein).

Die Pflanzen des Geobios können nur von einer Seite, vom Boden her, die zu ihrer Ernährung nötigen Stoffe beziehen, für die Planktonpflanzen aber hat das Wasser den Wert einer Nährlösung, von der sie allseitig umgeben sind.

Das weite Luftmeer bewohnt keine ihm besonders angepaßte Lebensgemeinschaft, die wir biologisch als dem Plankton gleichwertig betrachten könnten — es gibt kein „Aëroplankton". Nur die Pflanzendecke des Festlandes, die „Benthosflora des Luftmeeres" gleichsam, gelangt in vertikaler Richtung nach aufwärts zu großer Ausbreitung, der erst die Region des ewigen Schnees Halt gebietet. Unterhalb der Bodenoberfläche freilich bilden schon nach wenig Metern die anaëroben Bakterien die letzten Lebensspuren. Die Benthosflora des Hydrobios ist dagegen wegen der geringeren Durchlässigkeit des Wassers für Lichtstrahlen in ihrer Ausdehnung auf wenige hundert Meter der Küstenregion und die seichten Süßwasserbecken des Binnenlandes beschränkt. Die benthonische Tierwelt aber vermag noch in großen Tiefen zu leben und verdankt ihre Existenz dem reichen Planktonleben, das in den oberen Wasserschichten allüberall gedeiht.

Wäre es möglich, die Meere plötzlich trocken zu legen, so würden wir den Boden mit einer ununterbrochenen, dicken Schicht von Plankton bedeckt sehen und darin dicht gebettet alle jene Organismen vom kleinsten Fischchen bis zu den größten Walen, die direkt oder indirekt auf diese „Urnahrung" angewiesen sind. Auf dem Grunde der trockengelegten Nordsee würde man überall Fischschuppen kleinerer Fische glänzen sehen, halbpfundige Fische würden kaum 5 Meter auseinanderliegen, an sonstigen Tieren würden wir mit jedem Schritt auf ein oder das andere makroskopische Tier stoßen; nur makroskopische Pflanzen fehlen vollkommen. „Das Bild ist also völlig verschieden von dem des Landes."

Dem „Herrn der Erde" ist es bisher nur in bescheidenem Maße gelungen, sich über die Menge dieser wertvollen Schätze des Hydrobios eine halbwegs richtige Vorstellung zu bilden. Der Lebensbezirk des Planktons ist für solche Berechnungen der weitaus günstigste, und wegen der innigen Beziehungen zum Benthos gestattet er auch einen Rückschluß auf die Menge des letzteren im Meere sowohl wie im Süßwasser.

Hensen erzählt von der National-Expedition, daß die unter und nahe den Tropen gefundenen Planktonmengen relativ geringer, nämlich im Mittel achtmal geringer waren als im Norden bis zu den Neufundlandbänken, und nach Brandt ist das durchschnittliche Planktonvolumen in der Kieler Bucht zehnmal und bei Grönland zwanzigmal so groß als bei Messina.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß 1 qm Meeresfläche ziemlich gleichviel organische Substanz liefert wie eine gleich große Fläche Kulturlandes, nämlich etwa 150—180 gr.

Bezüglich des Limnoplanktons berechnete Zacharias das am 7. April 1895 im großen Plöner See vorhandene Melosirenplankton allein auf 55 469 Zentner.

Im Illinoisriver berechnet Kofoid das monatliche Planktonmittel aus 235 Fängen mit 2,71 ccm pro 1 cbm Wasser. Die jährliche Totalproduktion des Flusses beträgt 67,750 cbm Plankton.

Einige recht anschauliche Daten gibt Schröter über die Planktonmengen des Züricher Sees. Am 12. Mai 1896 kamen aus 8 m Tiefe pro 1 qm Oberfläche ca. 1000 ccm Plankton, meist *Tabellaria asterionelloides.* Einem ha Seefläche bei Zürich entsprach an diesem Tage eine Planktonmenge von mindestens 430 kg Trockensubstanz. Um alles Plankton des „inneren Seebeckens“ in getrocknetem Zustande fortzuschaffen, hätte es eines Güterzuges mit 7 Waggons bedurft. Die gesamte Kieselsubstanz würde einen Quarzblock von 2,25 m im Geviert darstellen, mit einem Gewicht von 303,8 Meterzentnern.

Von größter Bedeutung für den Stoffumsatz im Plankton ist bekanntlich die Menge der darin vorkommenden Copepoden; von den kleineren Formen gehen nach Krämer etwa 1000 auf 0,1 ccm. Nehmen wir nun die mittlere Tiefe der Ostsee zu 20 m an, so würden nach Hensens Berechnungen auf die Quadratmeile rund 100 Billionen Copepoden kommen. Wären diese Copepoden alle entwickelt, so würde dies ein Gewicht von 153 200 kg an trockener organischer Substanz ergeben; tatsächlich dürften im Mittel 0,878 ausgebildete Copepoden auf eine Larve, 3,02 auf ein Ei kommen. Für die Nordsee dürften die Zahlen nicht unwesentlich kleiner ausfallen, und die Nordsee selbst hat wiederum 7—10mal soviel Copepoden im Plankton als der Atlantik.

„Die bisher übliche Ansicht war, daß die Meeresbewohner in Scharen verbreitet seien, und daß man je nach Glück und Gunst, nach Wind, Strömung und Jahreszeit bald auf dichte Massen, bald auf unbewohnte Flächen komme“ (Hensen).

Solch regellose, lokale Ansammlungen von Tieren einer Art neben von denselben Tierarten unbewohnten oder schwach bewohnten Meeresstrecken bezeichnete man als „Schwarm“. Die Untersuchungen von Vanhöffen, Dahl, speziell die von Apstein an Salpen gemachten Beobachtungen führten indessen alsbald zu dem Schlusse, daß viele der als Schwärme gedeuteten lokalen Ansammlungen nicht „Schwärme“ im Sinne von regellosen Vorkommnissen sind, sondern daß viele Makroplanktonten gesetzmäßig alljährlich zur selben Zeit am selben Orte erscheinen. Derartige gesetzmäßige Zusammenrottungen nennen wir nun mit Apstein „Produktionen“ oder besser „Ansammlungen“; wir finden z. B. Salpenansammlungen bei den Hebriden, an

der Westküste Südafrikas, am Westrande des Benguelastromes, Dahl fand mehrmals östlich von Sokotra Pelagien in großer Menge. Für diese regelmäßigen Ansammlungen gibt Apstein folgende Erklärung. Organismen wie auch alle anderen Körper (Treibholz, Blätter, Bäume) werden, wenn sie in einem Strom treiben, zum Teil nach den Rändern des Stromes getrieben, und wenn sie an die Grenze des Stromes gelangen, in ruhendes Wasser abgelagert. Schon Semper nennt diese Erscheinung die „Selbstreinigung des Stromes". Die Ansammlung des Sargassum beruht ja auf dieser Lebensäußerung des Stromes sowie nicht minder der verhältnismäßige Planktonreichtum der Gegenströme und Kompensationsströme.

Über die Dichte solcher Ansammlungen von Makroplanktonten liegen aus älterer Zeit, als man noch nicht gewohnt war, zu zählen, jedenfalls vielfach übertriebene Angaben vor. Ein Velellenschwarm kann nach Brandt schon als sehr dicht bezeichnet werden, wenn die Individuen je ein Meter voneinander entfernt sind. Aber auch wenn weniger dicht schwimmende, wie Physalien, mit 10 Meter Abstand voneinander auftreten, sieht man vom Schiffe aus noch Tausende im Umkreis.

Ähnliche Massenanhäufungen, wie wir sie soeben bei einigen Makroplanktonten kennen lernten, sind auch bei verschiedenen Mesoplanktonten gefunden und in ähnlicher Weise gedeutet worden.

So wurden während der Plankton-Expedition zwei echte Planktonrotatorien, *Synchaeta atlantica* und *Rattulus henseni*, nur in der Irmingersee in großer Menge gefangen, und man könnte, meint Zelinka, annehmen, „daß die Häufigkeit von Rotatorien an dieser Stelle durch passive Schwarmbildung im Sinne Apsteins erfolgt wäre."

Auch im Süßwasser kann es zuweilen zur Schwarmbildung einzelner Planktonten kommen, z. B. in nordamerikanischen Seen. Unzweifelhafte Crustaceenschwärme hat Huitfeld-Kaas in norwegischen Seen beobachtet.

Als Ursache der Schwarmbildung von Limnoplanktonten kommen wohl hauptsächlich Winde und Strömungen sowie Unterschiede in der Lichtintensität an verschiedenen Stellen kleinerer Alpenseen in Betracht. Jedenfalls können die eigentlichen Schwärme im Süßwasser ebensowenig wie im Meere einen nennenswerten, störenden Einfluß auf die zur Bestimmung der Planktonmenge benutzten Methoden ausüben.

Nun hat es sich aber gezeigt, daß der Planktongehalt des Meeres durchaus nicht überall gleich groß ist. Als sehr arm an Plankton muß der Pazifik bezeichnet werden, wenngleich heute nur erst wenig statistisches Material vorliegt.

In systematischer und einheitlicher Weise wurde bisher lediglich

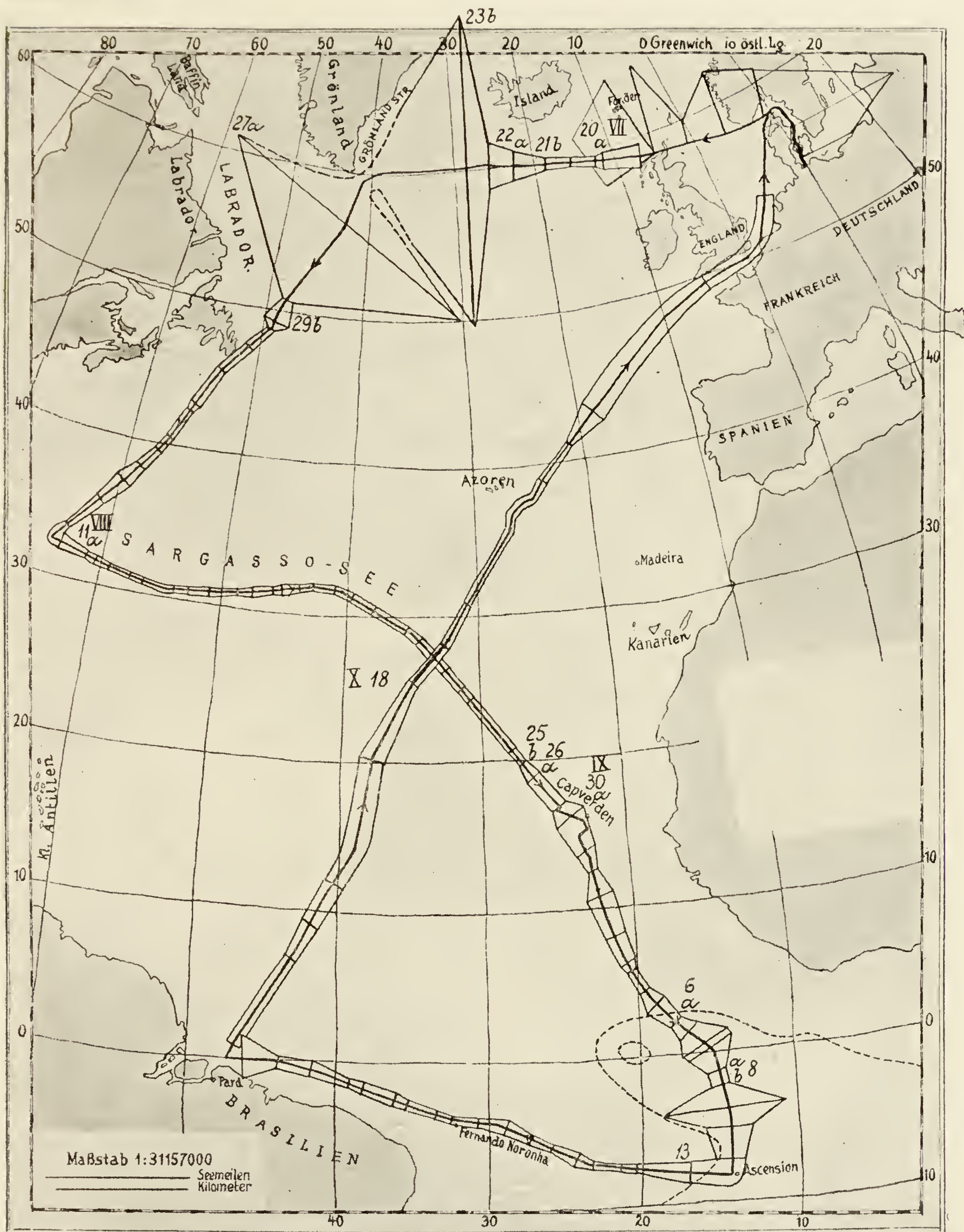


Fig. 234. Planktonvolumen des Atlantik und der Nordsee nach den Untersuchungen des „National" 1889 und der „Holsatia" 1885. (Nach Hensen.)
Der Weg dient als Abszisse für Ordinaten, die Ort und Volumen der Fänge mit dem Planktonnetz angeben. Für die Fänge des „National" sind positive und negative Ordinaten zu addieren.

das Planktonvolumen im Atlantik während der Reise des „National" bestimmt (Fig. 234).

Nur aus der Nord- und Ostsee liegen noch die Ergebnisse der „Holsatiafahrt“ von 1885 vor; die von Hensen angegebenen höheren Zahlen sind ein weiterer Beweis für den Planktonreichtum dieser kühlen und seichteren Nordmeere.

Das Mittelmeer zeigt in seiner Thermik und in der Zusammensetzung des Planktons, wie früher erwähnt, vielfach Verhältnisse, die nur mit denen der Sargassosee verglichen werden können.

Diese Analogien erstrecken sich auch auf die Volumenmengen des Planktons, die in beiden Meeren fast ausnahmslos gering sind.

So spärlich auch gegenwärtig selbst Rohvolumenmessungen vorliegen (von den Zählungen kombinierter Fänge mit Netz, Pumpe, Zentrifuge und Filtrator zu schweigen), drei Fundamentalsätze lassen sich schon aus den bisherigen Ergebnissen ableiten:

1. Das Plankton ist in den Ozeanen durchaus gesetzmäßig verteilt.

2. Der Planktongehalt der einzelnen Meere und Meeresabschnitte ist verschieden und wechselt von Strömung zu Strömung meist in quantitativer wie in qualitativer Hinsicht.

3. Die kalten Meere sind planktonreich, die warmen planktonärmer.

Dieses Paradoxon der Natur, daß in niederen Breiten die Organismenentwicklung unter scheinbar doch günstigeren Bedingungen dennoch spärlicher vor sich geht als in den Meeren der hohen Breiten, glaubte, wie wir a. a. O. schon näher ausführten, zuerst Brandt durch die Annahme zu erklären, daß auch für die Produktion im Meere das Gesetz vom Minimum gelte, daß ferner jene günstigeren Existenzbedingungen in den Warmmeeren eine bestimmte Organismengruppe, die Denitrifikationsbakterien, in ihrer Tätigkeit derart fördern, daß dadurch anderen Lebewesen die wichtigsten Nährstoffe entzogen und damit die Existenzbedingungen für sie verschlechtert werden.

Den neuesten Erklärungsversuch verdanken wir Nathansohn. Nathansohn macht auf die Bedeutung der vertikalen Wasserbewegungen für die Planktonproduktion aufmerksam. Der kontinuierliche Leichenregen, der aus den oberflächlichen Planktonschichten in die Tiefe niederfällt, muß notwendigerweise mit der Zeit in den Oberflächenschichten eine Verminderung derjenigen Stoffe herbeiführen, die im Verhältnis zu den Bedürfnissen der Organismen in der relativ geringsten Menge vertreten, also im Minimum vorhanden sind. Die zunehmende Verarmung des Oberflächenplanktons bedingt einen spärlicher niederfallenden Leichenregen und endlich eine Verödung der Tiefsee, deren Fauna ja auf den Leichenregen als einzige Nahrungsquelle angewiesen ist. Aus den absterbenden und verwesenden Tiefseetieren wird das Nährmaterial zwar in das umgebende Wasser

übergehen, aber nur sehr langsam durch Diffusion in die höheren Wasserschichten aufsteigen. Es wird also, schließt Nathansohn, am Meeresgrunde eine Ansammlung von Nährstoffen stattfinden, die nicht verwertet werden können, weil hier die Betriebsenergie des Sonnenlichtes fehlt, und in den oberen Schichten, in die das Licht hineingelangt, wird sich aus Mangel an Nährstoffen nur spärliches Organismenleben entwickeln: Betriebskraft und Baumaterial sind räumlich getrennt und können deshalb nicht zum Aufbau lebendiger Körper Verwendung finden. Nur dort, wo durch lebhafte vertikale Strömungen (Konvektionsströmungen) die Nährstoffe an die belichtete Meeresoberfläche gebracht werden, kann es zu einer reichen Entfaltung organischen Lebens und zwar zunächst des Phytoplanktons kommen. Der bekannte Planktonreichtum der Irmingersee ließe sich so durch jene Auftriebströmungen erklären, die wir schon bei Besprechung der Sprungschicht kennen lernten; zugleich hat hier die Wirkung der Erdrotation eine zentrifugale Bewegungstendenz an der Peripherie und infolgedessen eine Aspiration aus dem Zentrum zur Folge. In der planktonarmen Sargassosee ist dagegen die entsprechende Bewegungskomponente zentripetal gerichtet und muß daher statt eines Auftriebs einen Anstau hervorrufen. In der Tat zeigen ja auch, wie wir wissen, die Temperaturmessungen, daß in dieser Region die Isothermobathen tief hinabgehen: wir haben hier den bestdurchwärmten Teil des Atlantik vor uns.

Wir können verallgemeinernd sagen, daß die Stellen der regsten Aspiration, der lebhaftesten vertikalen Strömungen auch die des größten Planktonreichtums sein werden, mögen diese Auftriebströmungen wo und wie immer entstehen, an der Küste (z. B. Algier) oder auf der Hochsee.

Große Planktonproduktivität findet sich in den Polarströmen, vor allem in den antarktischen, und Nathansohn sucht dies durch die beim Schmelzen der gewaltigen Eisberge im größten Maße stattfindende Vertikalzirkulation zu erklären. Planktonreich sind ferner gewisse Stromgrenzen und Mischgebiete, sofern sich dabei infolge des Zusammentreffens der Ströme Gelegenheit zur Aspiration von Tiefenwasser findet. Als verhältnismäßig planktonreich müssen auch die tropischen Auftriebgebiete bezeichnet werden, im Gegensatze zu den subtropischen Staugebieten.

Wir werden vorläufig annehmen müssen, daß dieselben Faktoren, welche immer es nun sein mögen, die den Planktonreichtum des Meeres bedingen, auch die Planktonproduktion im Süßwasser bestimmen. Leider wurde bei dem Ausbau der bisherigen Hypothesen allzu ein-

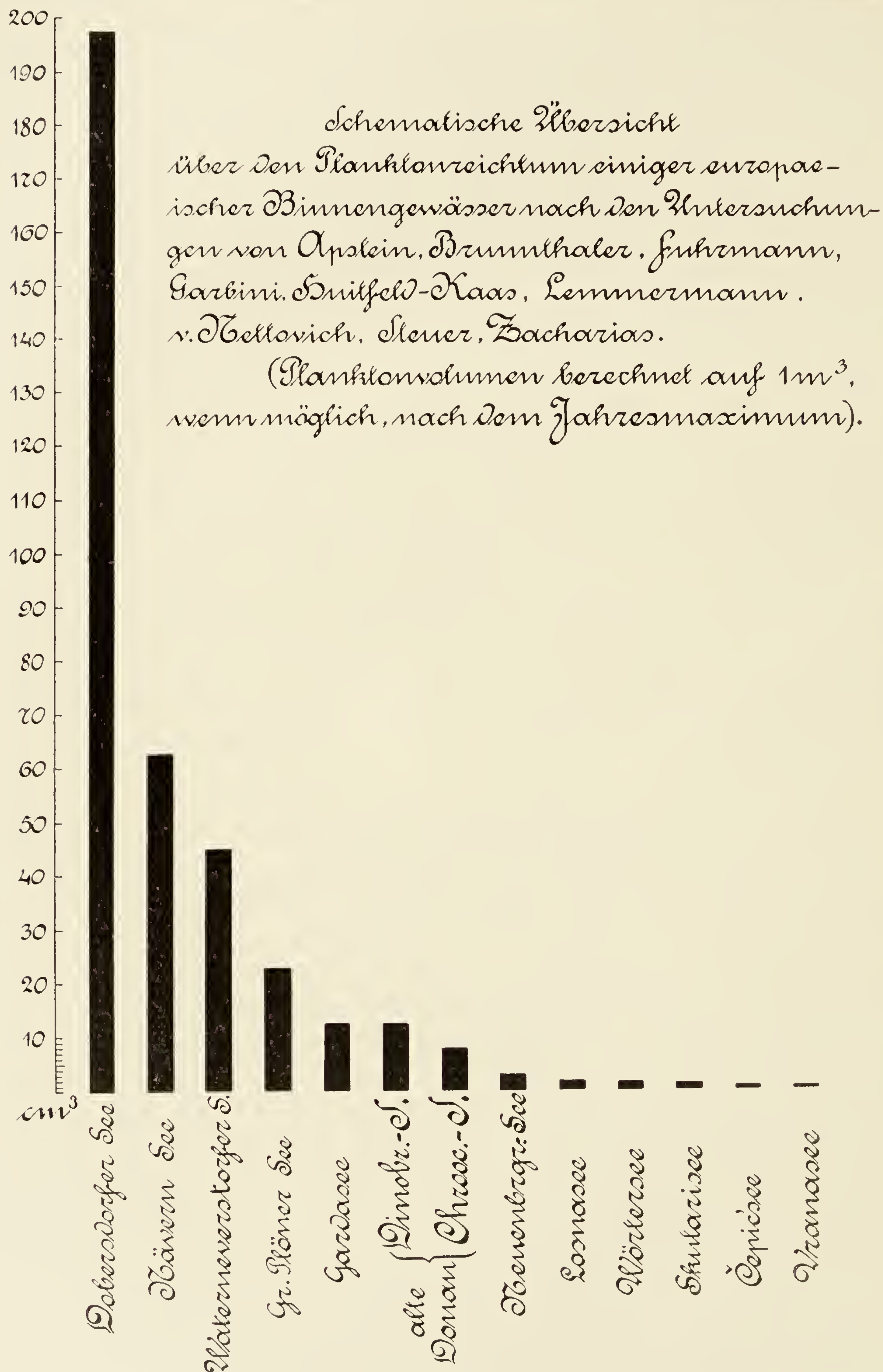

Schematische Übersicht
über den Planktonreichtum einiger europaeischer Binnengewässer nach den Untersuchungen von Apstein, Brunnthaler, Fuhrmann, Garbini, Huitfeld-Kaas, Lemmermann, v. Nettovich, Steuer, Zacharias.
(Planktonvolumen berechnet auf 1 m³, wenn möglich, nach dem Jahresmaximum).
200
190
180
170
160
150
140
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
cm³
Dobersdorfer See
Kämern See
Waterneverstorfer S.
Gr. Plöner See
Gardasee
alte Donau
Dinobr.-S.
Chrooc.-S.
Neuenbrgr.-See
Lomnasee
Wörtersee
Skutarisee
Čepicsee
Vranasee

Fig. 235.

seitig das Haliplankton berücksichtigt; nur Brandt kommt gelegentlich auch auf die Verhältnisse im Süßwasser zu sprechen.

Bei den Fragen nach den allgemeinen Produktionsbedingungen des Hali- wie des Limnoplanktons haben wir sowohl auf die temporale wie auf die lokale Variation der Planktonproduktion zu achten, der wohl ähnliche Ursachen zugrunde liegen.

Es scheint nach den von Knauthe und Brandt zitierten Angaben von Hübner und Steuer die Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, daß auch in Seen und Flüssen die Produktivität „ganz beträchtlich nach Norden zu ansteigt“ — das gilt nicht nur von der Menge der Urnahrung, des Planktons, sondern auch vom Fischbestand.

Was nun speziell das Plankton anlangt, so soll die graphische Darstellung (Fig. 235) eine Vorstellung geben vor allem von der geringen Planktonproduktivität südlicher Seen. Trotz des in dieser Frage heute noch unzureichenden Tatsachenmateriales läßt sich doch kaum bestreiten, daß die norddeutschen und zum Teil auch die norwegischen Seen im allgemeinen weitaus planktonreicher sind als die Alpenseen, die Seen von Istrien und den Balkanländern.

Bei den im Verhältnis zum Meere ungleich wechselvolleren physikalisch-chemischen Verhältnissen der Seen (Höhenlage, geologischer Bau der Seebecken usw.) stellen sich allerdings solchen Vergleichen große Schwierigkeiten entgegen. Wer den Standpunkt der Brandtschen Lehre einnimmt, wird anzunehmen geneigt sein, daß auch die Produktion des Süßwasserplanktons vom Gesetz des Minimums beherrscht wird.

* * *

Wir haben schon früher einmal auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die uns begegnen, wenn wir uns von der wahren Produktivität eines Sees eine richtige Vorstellung bilden wollen; beim Studium des Haliplanktons finden wir uns in derselben kritischen Lage. Es kann für die Bewertung nicht gleichgültig sein, ob in einem Meere jahraus jahrein eine gewisse Planktonmenge vorhanden ist oder ob sich nur wenige Monate lang üppigstes Planktonleben entfaltet und ein großer Teil des Jahres kaum nennenswerte Beträge aufweist. So wissen wir, „daß der Reichtum der arktischen Grenzgebiete nur eine kurze Zeit des Jahres dauert. Während des langen Winters von Ende September bis Mitte Mai ist das Leben der Meeresoberfläche wie ausgestorben; die größeren Planktontiere sind nur in der Tiefe zu finden, und die Planktonfresser, die Seevögel und Wale, sind nach dem Süden gezogen.“

Die Planktonflora baut sich, wie wir gehört haben, aus den im Wasser gelösten Stoffen auf, und ihre Massen stehen nach Brandts Anschauungen unter dem Gesetz des Minimums. Die Massen der Planktonfauna wieder sind, nach der herrschenden Ansicht, von der Menge der ihnen zur Verfügung stehenden Nahrung abhängig.

Sehr genau wurde die Jahresentwicklung der Pflanzen und Tiere in ihrer Abhängigkeit voneinander von Lohmann in der Kieler Bucht verfolgt. Dort machen im Durchschnitt aller Monatsmittel die Pflanzen 56%, die Tiere 44% des Planktons aus; die Produzenten übertreffen die Konsumenten also um 12%. Im Laufe des Jahres aber ändert sich dieses Verhältnis so, daß im Winter die Pflanzenmasse bis auf 18% sinkt, im übrigen Jahre bis auf 75% sich erhebt. Zu gewissen Zeiten überwiegen also die Konsumenten, zu anderen Zeiten die Produzenten ganz bedeutend. Im Oktober und Mai halten sich beide dem Volumen nach das Gleichgewicht. Im kältesten Monat, im Februar, ist der Anteil der Produzenten am geringsten. Es läßt sich daher nach dem Verhältnis, in dem die Massen der Pflanzen und Tiere zueinander stehen, eine Einteilung des Jahres vornehmen, indem in den Wintermonaten Dezember, Januar, Februar die Pflanzen weniger als $^1/_3$ der Gesamtmasse ausmachen, in den Monaten November und März ihr Anteil sich über $^1/_3$ erhebt, aber $^1/_2$ noch nicht erreicht und im ganzen übrigen Jahre die Pflanzen $^1/_2$—$^3/_4$ des Planktonvolumens bilden. „Die Pflanzen werden also viel stärker als die Tiere von dem jahreszeitlichen Wechsel betroffen; während der Tief-Zeit ist ihre Abnahme, während der Hoch-Zeit ihre Zunahme viel beträchtlicher.“

Die hier erörterten Wechselbeziehungen zwischen Produzenten und Konsumenten geben Veranlassung, uns an dieser Stelle mit der Trophologie des Planktons näher zu befassen.

Die hervorstechendste Eigenschaft des Planktons, das willenlose Treiben im Wasser, und seine annähernd gleichmäßige Verteilung lassen vermuten, daß besonders forcierte Bewegungen, sei es zu dem Zwecke, den Verfolgern zu entfliehen, sei es, flüchtende Beute zu erreichen, unter den aktiv beweglichen Planktonten selten zu beobachten sein werden. Wohl wissen einzelne Copepoden im Fangglase sich sehr geschickt durch kräftige Bewegungen immer wieder dem gefährlichen Bereich der Glasröhre zu entziehen, in die man sie aufsaugen will, sehr flink sind die Bewegungen der *Corethra*larven im Süßwasser, der treffend „Pfeilwürmer“ genannten Sagitten im Meere zu nennen. Doch das sind Ausnahmen, nur geeignet, die Regel zu bestätigen. Vielfach sind Ortsveränderungen nicht nach allen

Richtungen, sondern nur in der Vertikalen möglich, und auch da ist nur zumeist die Bewegung nach aufwärts aktiv. Es war daher naheliegend, nach anderen Schutz- oder Verteidigungsmitteln zu suchen, wollte man nicht zugestehen, daß die Planktonten im kritischen Momente nach dem Muster orientalischer Fatalisten auf jeden Versuch einer Rettung Verzicht leisten.

Da wies man denn darauf hin, daß der sperrige Bau vieler Planktondiatomeen, daß all die Stacheln und Dorne, die langen Spieße und Balancierstangen doch nicht nur lediglich zur Erhöhung der Schwebefähigkeit da seien, sondern auch als Schutz vor dem Verschlungenwerden von Wert sein könnten (Schütt).

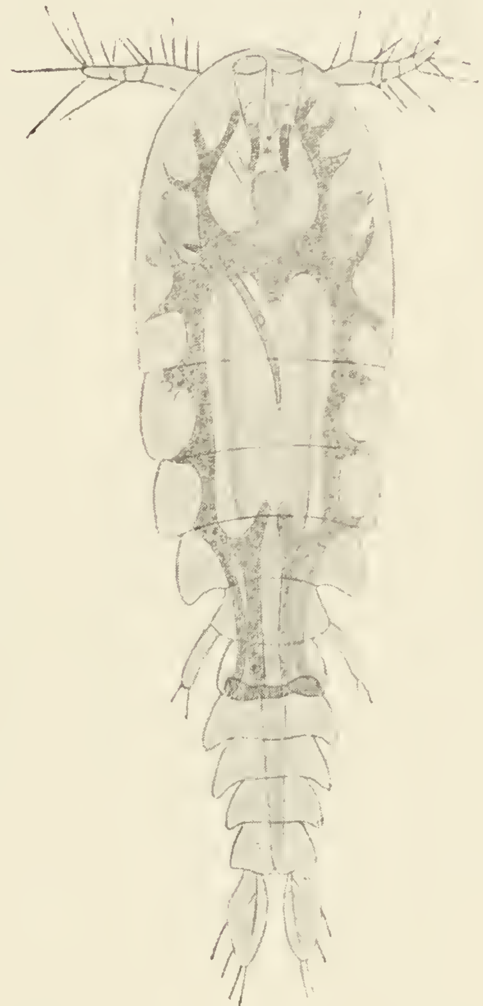


Fig. 236.
Sapphirina gemma Dana ♀ mit *Ophioidina haeckeli Ming.* (Nach Claus.)

Auch die glashelle Durchsichtigkeit und Farblosigkeit vieler Planktonten werden immer wieder als Schutzeinrichtung gedeutet. Solange nicht exakte Beweise für diese Behauptung vorgebracht werden können, werden wir die Ausbildung gallertiger Gewebe lediglich als eine physiologische Folgeerscheinung des pelagischen Lebens betrachten. Die grell gelben und braunen Farbentöne der *Chrysaora*, das bunte Kleid der *Cotylorhiza* sind als „Schreckfarben" gedeutet worden. Auch das Ausstoßen oft leuchtend roter Farbstoffe, wie es bei flüchtenden Planktonten beobachtet wird, ist als Abschreckmittel bezeichnet worden. Vorteilhaft ist jedenfalls eine weitgehende Autotomie, wie sie z. B. bei Coelenteraten des Planktons beobachtet wurde. Schaeppi beschreibt die Selbstverstümmelung der Siphonophoren. Hand in Hand damit geht ein sehr ausgebildetes Regenerationsvermögen.

Daß harte Skeletteile mehr als Gerüst und Stütze für zarte, weiche Gewebsformen denn als schützender, fester Panzer wirken sollen, ist einleuchtend.

Bei dem Mangel ausreichenden Rüstzeuges haben hier und da die kleinen bei den großen, die schwächeren bei den stärkeren Planktonten Schutz gesucht und gefunden. Wir haben schon a. a. O. von den *Sapphirina*-Weibchen berichtet (Fig. 236), die mit ihrer Brut in den Glaspalästen der Salpen ihren Wohnsitz aufgeschlagen haben.

Weniger rücksichtsvoll als diese Copepoden gehen manche der

planktonischen Amphipoden mit ihren Mietsherren um (Fig. 237). Von den Hyperinen ist es bekannt, daß sie sich an glashellen planktonischen Seetieren aufhalten. Die weiblichen Phronimiden aber fressen Pyrosomen und Diphyiden aus, um dann in den übrigbleibenden Tönnchen mit ihrer Brut Wohnung zu nehmen.

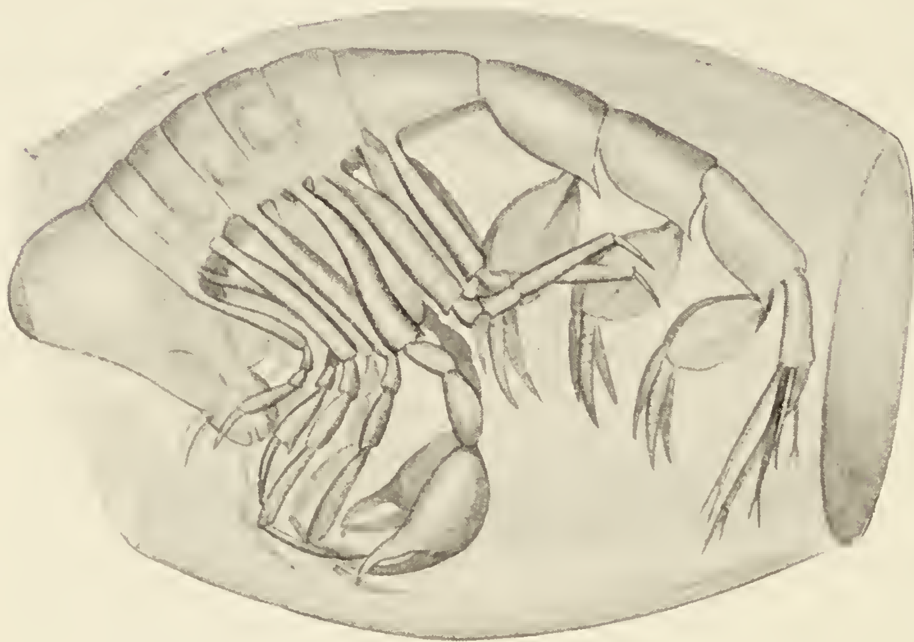


Fig. 237. *Phronima* im Tönnchen. (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz.)

Die uns schon bekannte, lasurblaue Schnecke, *Glaucus atlanticus* (Farbentafel Fig. 3), hinwiederum kapert, ein richtiger Pirat, die stolzen Segelquallen, und wenn die Beute gründlich leergefressen ist, pflegen die kleinen Seeräuber noch das Wrack mit ihrer gesamten Brut zu befrachten (Fig. 238).

Unter den Radiolarien gibt es gewisse, zu den Phaeodariern gehörende Formen (Haeckel hat sie Dictyochiden genannt), deren Gehäuse aus zierlichen, kleinen Kieselgebilden zusammengesetzt sind; diese sind aber nicht, wie Haeckel und Hertwig glaubten, Skelettausscheidungen der Radiolarien selbst, sondern, wie schon der alte

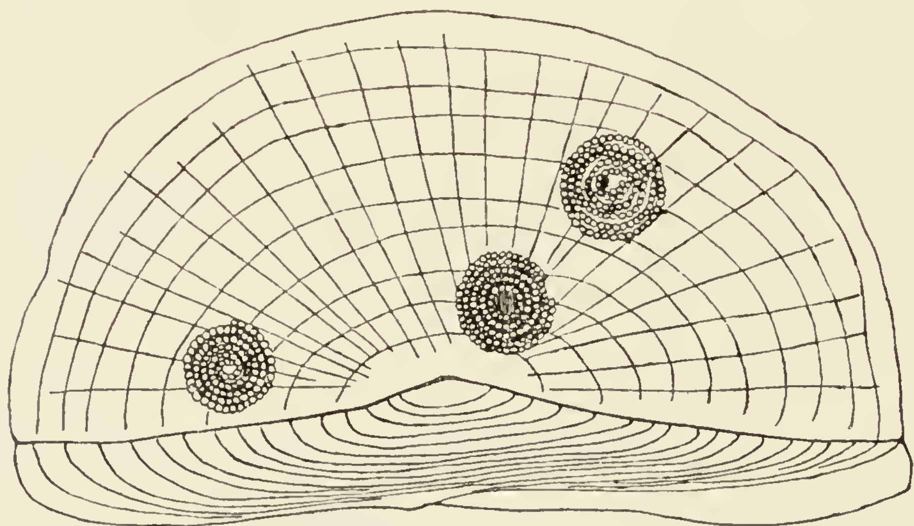


Fig. 238. Laich von *Glaucus* auf einer *Velella*. (Nach Simroth.)

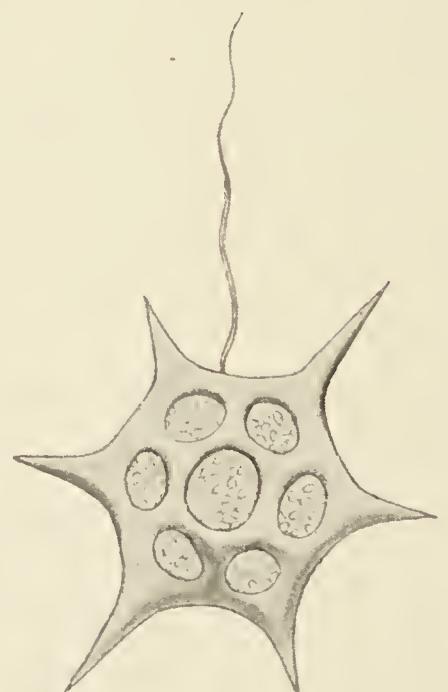


Fig. 239. *Distephanus speculum*. (Nach Borgert.)

Ehrenberg richtig erkannt hatte, die Gehäuse selbständiger, kleiner Individuen, nämlich der Silicoflagellaten (Fig. 239), die nur durch Aufnahme von außen in das Calymma skelettloser Phaeodarien-Arten

gelangt sein können (Borgert). „Sehr auffallend ist bei den Phaeodiniden die Sorgfalt, mit der diese Tiere unter den zahlreichen Fremdkörpern im Meere die kleinen Dictyochiden-Gehäuse als Bestandteile ihres Scheinskelettes auswählen.“ Offenbar dienen die kleinen Silicoflagellaten den Radiolarien zunächst als Nahrung. Einen ähnlichen Doppelzweck dürften bei den Aulacanthiden gewisse Planktondiatomeen erfüllen. Am Skelette von Vertretern der Gattung *Aulocleptes* konnte Immermann das Fehlen der Tangentialnadeln feststellen; nur Radialstacheln kommen vor. An Stelle der ersteren aber ist die Oberfläche des Weichkörpers übersät mit leeren Diatomeenschalen, welche hier die Rolle der Tangentialnadeln spielen.

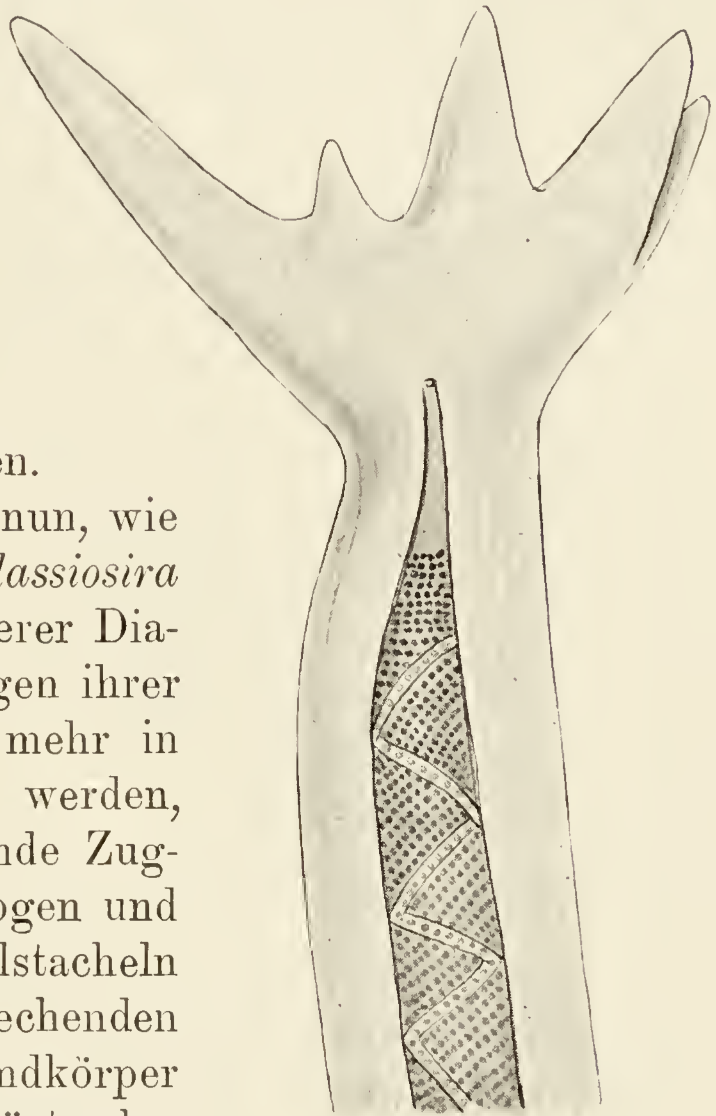


Fig. 240. Distales Ende eines Stachels von *Aulocleptes flosculus Immermann.* (Nach Immermann.) (Unausgebildetes Stadium) mit einer Rhizosolenie als Grundlage. Spiralen und Schalenzeichnung der letzteren deutlich sichtbar.

Längere Formen solcher Schalen nun, wie z. B. solche von *Rhizosolenia*, *Thalassiosira* oder *Synedra*, und Kettenstadien kürzerer Diatomeengattungen können offenbar wegen ihrer Länge von den Pseudopodien nicht mehr in tangentialer Richtung herangezogen werden, sondern werden durch radial wirkende Zugkräfte in den Weichkörper hineingezogen und bilden so die Grundlage der den Radialstacheln der übrigen Aulacanthiden entsprechenden Skeletteile. Nun werden die Fremdkörper schichtenweise von einer sich erhärtenden Substanz überzogen, die offenbar unter dem Einflusse der Protoplasmaströmung in den Pseudopodien an den distalen Enden der Stacheln sich in Form von Zacken und Ästen ablagert. Der Umstand, daß die tangential gelagerten Diatomeen von einer Überkleidung frei bleiben, wie auch die stets gleichbleibende Grundform der Tangentialnadeln bei den übrigen Aulacanthiden lassen darauf schließen, daß die Pseudopodien in engem Zusammenhange mit den radialen Skelettbildungen stehen. Der radial gestellte Fremdkörper bildet offenbar eine Stütze für die Pseudopodien und wirkt außerdem vielleicht wie ein Katalysator, der die Ausscheidung der vom Pseudopodium von außen aufgenommenen Kieselsäure veranlaßt (Fig. 240).

Auf eine weitere biologische Eigentümlichkeit der Radiolarien mag hier hingewiesen werden, ich meine die schon 1851 von Huxley entdeckten „gelben Zellen“ der Radiolarien. Es sind dies, wie wir heute wissen, symbiotisch lebende, wahrscheinlich zu den Chrysomonadinen gehörende Algen, die sogenannten Zooxanthellen, die überdies auch in anderen Planktonten (Foraminiferen, Fig. 264, S. 334, *Leptodiscus*, Medusen, Ctenophoren usw.) nachgewiesen werden konnten.

Nur an ein Schutz- und Trutzbündnis mag hier im Zusammenhange nochmals erinnert werden, wohl das reizvollste von allen: das eigenartige Zusammenleben von Quallen und Jungfischen. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß Medusen auf Fische Jagd machen. Keller sah eine lebende Meduse, „welche ihren Magen über die vordere Hälfte eines Fisches gestülpt hatte, während die andere noch aus dem Munde herausragte.“ Aber ebenso zweifellos ist es, daß andere Fische gar nicht belästigt werden, sondern unter dem Schirm und zwischen den Armen Schutz suchen und auch finden. Daß die Fischchen unter dem Schutze der nesselnden Fangfäden der Qualle wohl geborgen sind, leuchtet ein.[1]) Über die Art des Gegendienstes, den sie ihrer schönen Beschützerin erweisen, war man aber lange Zeit im ungewissen. Vielleicht hat Semon das Rätsel durch eine Beobachtung in der Bai von Ambon gelöst, über die er folgendes mitteilt: „Einmal versuchte ich eine prachtvolle Wurzelmundqualle oder Rhizostomide herauszuschöpfen, war aber sehr erstaunt zu sehen, daß das Tier immer in höchst zweckmäßiger und vorbedachter Weise von dem Gefäß wegschwamm, in welches ich es hineinzustrudeln suchte. . . . Endlich gelang es mir, das Tier zu fangen und herauszuschöpfen, und nun sah ich, was sein eigentümliches Verhalten veranlaßt hatte. Innerhalb des gewölbten Schirmes der Meduse schwamm ein mittelgroßes, 12 cm langes Fischchen umher und suchte, als ich es nebst seiner Meduse in einen Eimer gesetzt hatte, die Gefährtin unablässig durch Stöße gegen die Innenseite des Schirmes in einer gewissen Richtung fortzutreiben.“

In vielen Fällen ist uns die Bedeutung des Zusammenlebens zweier Planktonten noch vollkommen unbekannt, und es scheint, als würde wie in der menschlichen Gesellschaft so auch in der Planktongemeinde durch eine stattliche Reihe „problematischer Existenzen“ der Übergang vom idealsten Genossenschaftsleben zum krassesten Schmarotzertum gegeben sein. Wir haben da zunächst an die zahl-

1) Nach Eisigs Beobachtung sind allerdings die Jungfische keine so harmlosen Einmieter und fressen die Quallen. In manchen Fällen dürfte aber doch ein „friedliches Kommensalenverhältnis“ bestehen (Lunel).

losen Epiphyten zu denken, die auf Zoo- wie Phytoplanktonten anzutreffen sind, kurz an alle jene Organismen, die wir früher als passiv planktonisch oder epiplanktonisch bezeichnet hatten.

Ich vermute, daß Limnoplanktonten parasitenreicher sind als Haliplanktonten und von diesen wieder die neritischen Formen häufiger als die Hochseeformen von Parasiten heimgesucht werden. Auch von pelagischen Fischen (Sardinen) wird angegeben, daß die Schwärme an der Küste häufiger von Schmarotzern geplagt werden als die Schwärme der Hochsee.

Von den zahlreichen, verschiedenen Arten angehörenden Bakterien, die als konstante Einmieter der *Anabaena* und *Gomphosphaeria* be-

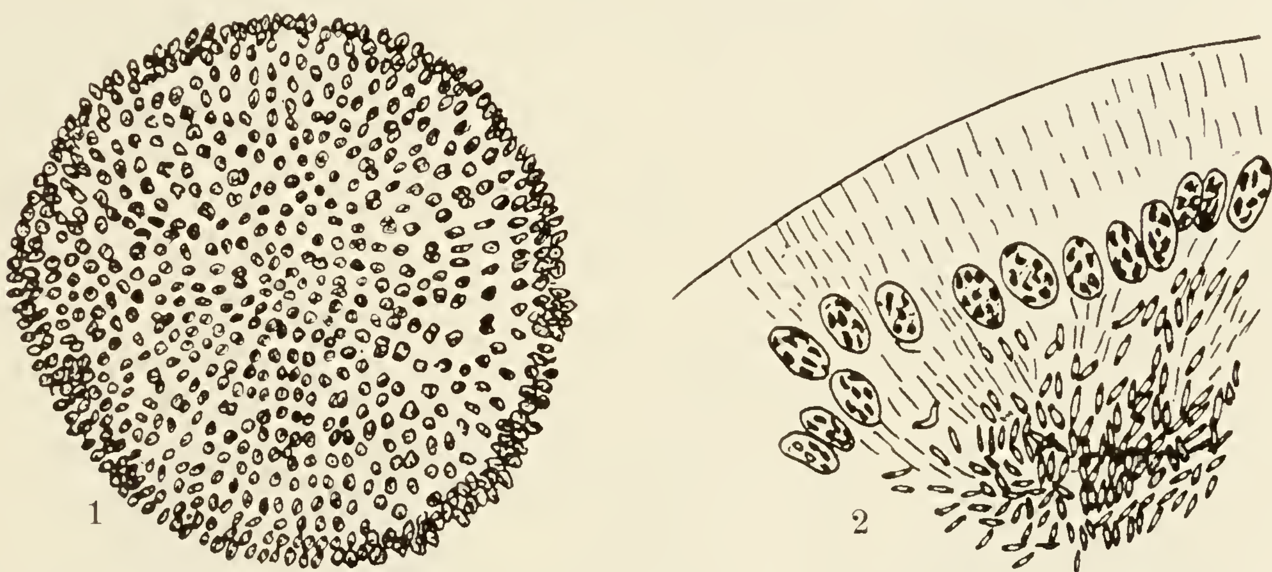


Fig. 241. *Gomphosphaeria naegeliana (Ung.) Lemmermann vom Loch Earn.* (Nach Bachmann.)
1 Habitusbild; 2 Gallerthof und Bakterien als Einmieter.

obachtet wurden, vermutet Bachmann, daß sie echte Symbionten der genannten Algen darstellen, „welche mit der Stickstoffassimilation in näherer Beziehung stehen“ (Fig. 241).

Man würde meinen, daß es für Epiplanktonten ziemlich belanglos ist, welchen Planktonten sie als Träger benützen. Da dies in vielen Fällen aber nicht der Fall ist, werden wir auf gewisse, noch unbekannte Beziehungen zwischen Epiplanktont und Träger schließen müssen. Unter den marinen Planktonkrustern scheinen epiphytische Diatomeen *Corycaeus*-Arten als Tragtiere zu bevorzugen (Fig. 242), im Süßwasser *Bicosoeca oculata* und *Diplosiga frequentissima* auf *Fragilaria crotonensis* bzw. *Asterionella* angewiesen zu sein.

Eine Schizophycee, *Richelia intracellularis* (Fig. 243), wurde bisher endophytisch im Innern der Zellen von *Rhizosolenia* und in den Fensterlücken von *Chaetoceras contortum*, während der Valdivia-Expedition aber auch freilebend gefunden. Nach Karsten ist das Verhältnis von *Richelia* und *Rhizosolenia* nicht als Parasitismus, sondern als Symbiose aufzufassen.

Eine epiphytische Chytridiacee befiel im Zürichsee ausschließlich die *var. subprolongata* von *Fragilaria crotonensis*, während die andere *var. curta* total verschont blieb.

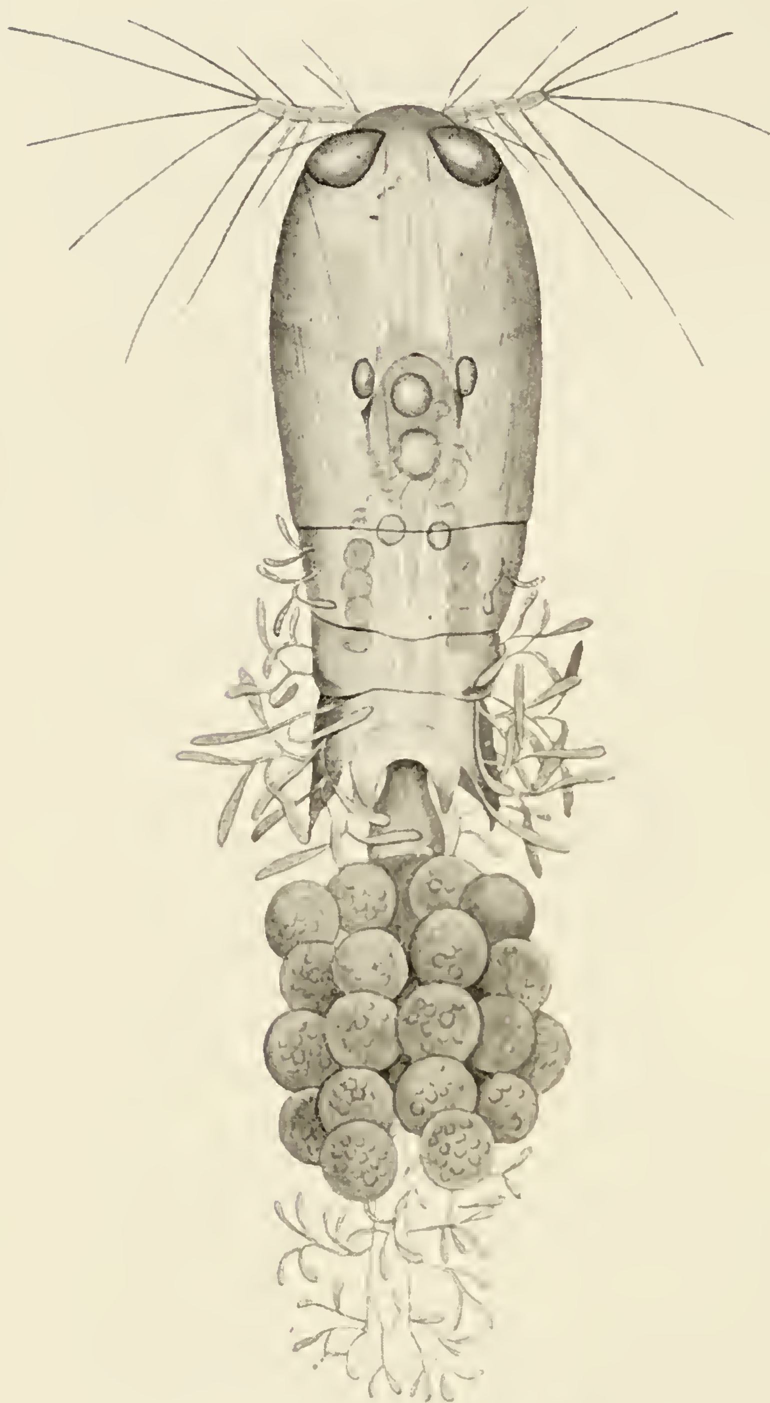


Fig. 242. *Corycaeus elongatus Claus* ♀ mit Diatomeen. (Nach Giesbrecht.)

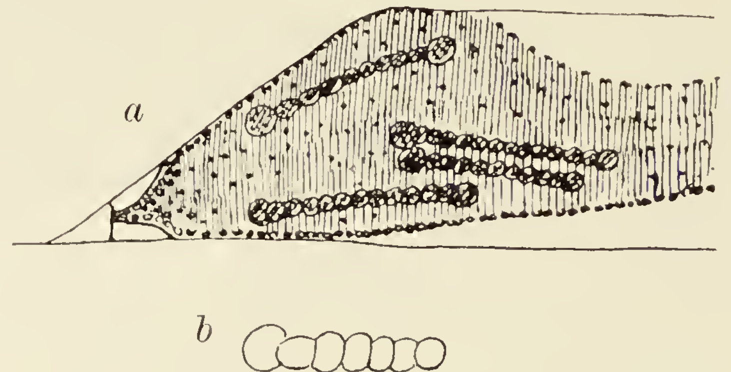


Fig. 243. *Richelia intracellularis Schmidt*. (Nach Schmidt aus Wille.)
a In einer *Rhizosolenia*; *b* isolierter Faden.



Fig. 244. *Synchaeta pectinata Ehrenbg.* mit parasitischen Schläuchen von *Ascosporidium blochmanni Zacharias*. (Nach Zacharias.)

Es ist nicht unsere Aufgabe, eine Parasitologie des gesamten Planktons zu geben; wir wollen hier nur mit dem Hinweis auf einige Beispiele betonen, welch ergiebiges Feld da noch zu bearbeiten wäre. Namentlich über die Art, wie die Infektion des Wirtes stattfindet, sind unsere Kenntnisse noch recht lückenhaft.

Von Sporozoen dürften bis jetzt an die 50 Arten als Parasiten verschiedener Planktonten namhaft gemacht sein (Flagellaten, Rotatorien [*Plistophora*, *Ascosporidium* Fig. 244], Cladoceren [*Plistophora*, *Amoebidum* Fig. 245, *Coelosporidium*, *Botellus*], Copepoden [*Plisto-*

phora, Amoebidium, Ophioidina Fig. 236], Phronimiden [*Callyntrochlamys, Gregarina*], Mollusken und Salpen [*Gregarina*]). Die meisten von ihnen sind aber noch unzureichend bekannt (Labbé). Dasselbe gilt von den parasitischen Flagellaten; ich erwähne den interessanten, in Siphonophoren schmarotzenden Parasiten *Trypanophis grobbeni* (Poche und Keyßelitz, Fig. 246) sowie die in Copepodeneiern bzw. an Appendicularien, Salpen usw. parasitierenden Gymnodinien (Pouchet und Dogiel, Fig. 247).

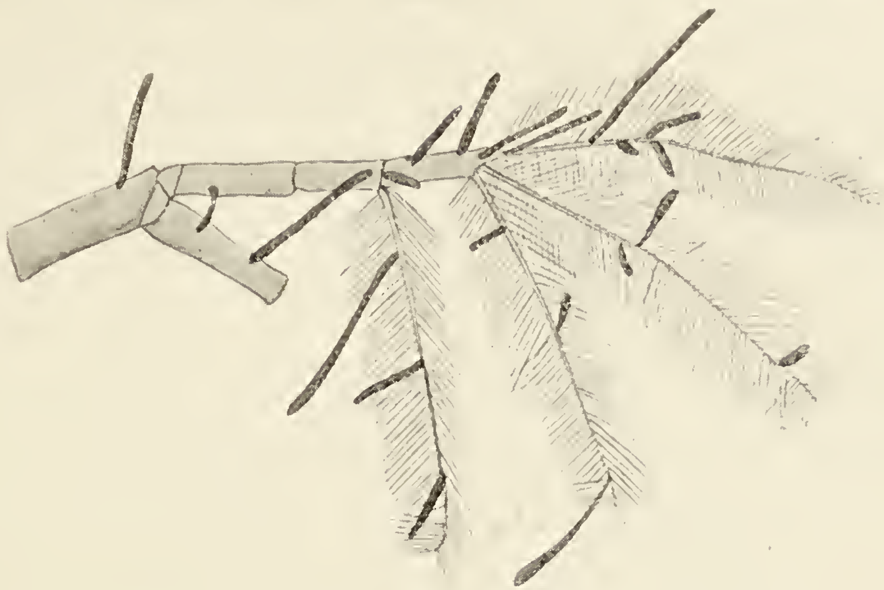


Fig. 245. Rechte Antenne von *Daphnia pulex Geer* mit *Amoebidium*-Schläuchen. (Nach Voigt aus Zacharias.)



Fig. 246. *Trypanophis grobbeni (Poche)*. (Nach Keyßelitz.)

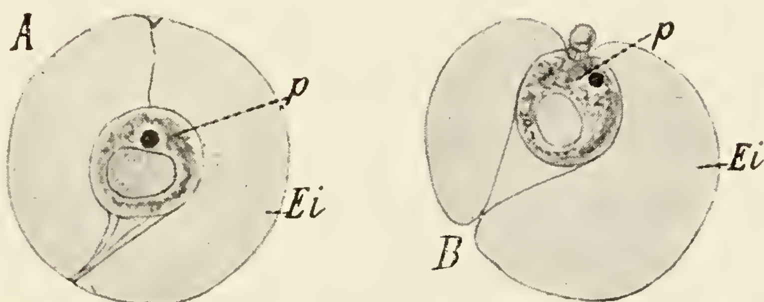


Fig. 247. Copepodenei von einem *Gymnodinium parasiticum Dogiel* befallen. (Nach Dogiel.)
A Ei Eihülle, unten die Suspensionsvorrichtung für das Ei *(p)*; in diesem ein roter Fetttropfen (tief schwarz gezeichnet), darunter eine geräumige Höhlung; diese sowie der kompliziert gebaute „stäbchenförmige Apparat" (auf der Figur durch eine vom Ei *(p)* durch die Eihülle *(Ei)* nach aufwärts steigende Linie ausgedrückt) finden sich nur bei infizierten Eiern. *B* Durch Kontraktion des „stäbchenförmigen Apparates" wird das Ei *(p)* an die äußere Eihülle gepreßt, und die Cyste des *Gymnodinium* tritt als kugelrundes Plasmaklümpchen nach außen.

Daß auch Amöben als Planktonparasiten nicht fehlen, lehren die Angaben von Molisch, wonach *Volvox* neben einigen Rotatorien (*Hertwigia volvoxicola* Plate usw.) auch diese Protisten beherbergt (Fig. 248).

Zu den „Mesozoen" stellte man die eigenartigen Parasiten (Fig. 249—251) aus *Sticholonche, Noctiluca* und *Acanthometra*, die

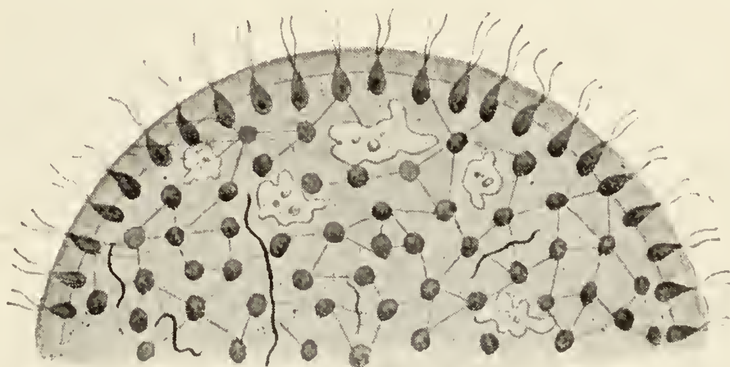


Fig. 248. *Volvox minor* Stein mit Amöben und Fadenbakterien. (Nach Molisch.)

Amoebophrya sticholonchae bzw. *acanthometrae* sowie *Lohmanella catenata*, welche in *Fritillarien* eine „castration parasitaire“ bedingt (Neresheimer).



Fig. 249. *Sticholonche zanclea R. Hertwig* mit *Amoebophrya sticholonchae Köppen.* (Nach Borgert.)

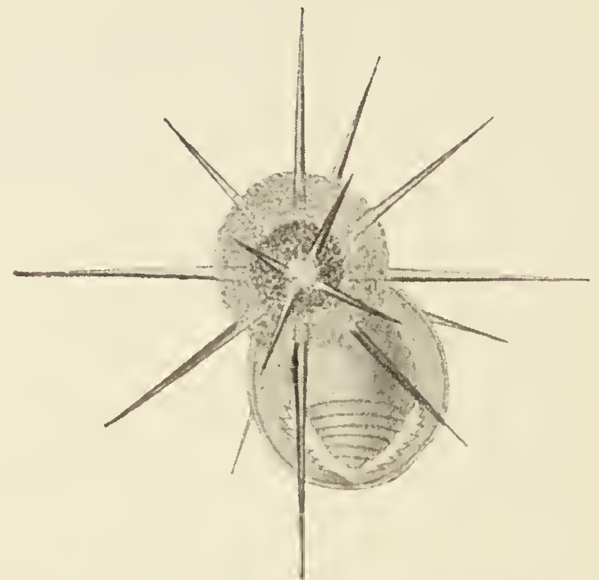


Fig. 250. *Acanthostaurus cruciatus* mit *Amoebophrya acanthometrae Köppen.* (Nach Borgert.)

Zweifellos zu den Metazoen zu stellen (eine Medusengastrula?) ist *Pemmatodiscus socialis* Monticelli aus *Rhizostoma pulmo* (Fig. 252—253). Nachdem durch Krumbach der mysteriöse *Trichoplax* als umgewandelte Planula einer Hydromeduse (*Eleutheria krohni*) erkannt worden war, ist anzunehmen, daß auch der *Treptoplax* von Neapel in den Entwicklungs-



Fig. 251. *Lohmannella catenata Neresheimer* in einer *Fritillaria pellucida Busch.* (Nach Neresheimer.)



Fig. 252. *Pemmatodiscus socialis Monticelli.* (Nach Monticelli.)



Fig. 253. *Rhizostoma pulmo*, von *Pemmatodiscus* befallen. (Nach Monticelli.)

kreis einer Hydromeduse (*Eleutheria claparèdei*) gehört. Hier mag auch an jene Trachymedusen erinnert werden, bei denen es sekundär zur Ausbildung einer Metagenese kommt, wie z. B. bei *Cunina parasitica*, deren Medusen durch Knospung aus einer parasitisch in anderen Hydromedusen (Geryoniden) lebenden Larve, die zu einem Stolo auswächst, hervorgehen (Fig. 254).

Als Beispiel eines Parasiten, der in der Jugend planktonisch lebt, führe ich jene interessanten Cirripedien-Larven an (*Proteolepas* Fig. 255), von denen Hansen wahrscheinlich gemacht hat, daß sie den im Alter in Lepadiden lebenden apoden Cirripedien angehören. Ein häufiger Ektoparasit mariner Copepoden ist der schon erwähnte *Microniscus* (*Cryptoniscus*, Fig. 256).

Daß Eingeweidewürmer bisweilen auch frei im Wasser angetroffen werden können, beweist der Fund eines freischwimmenden Scolex im Meere, von dem Claparède berichtet (Fig. 257).

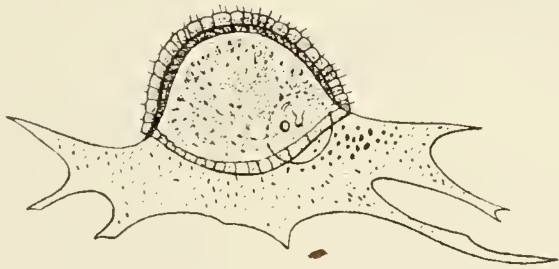


Fig. 254. Die kappenförmige Larve von *Cunina parasitica*, bestehend aus bewimpertem Ektoderm, mit darunterliegender Entodermschicht; sitzt der Phorocyte auf. (Nach Woltereck.)

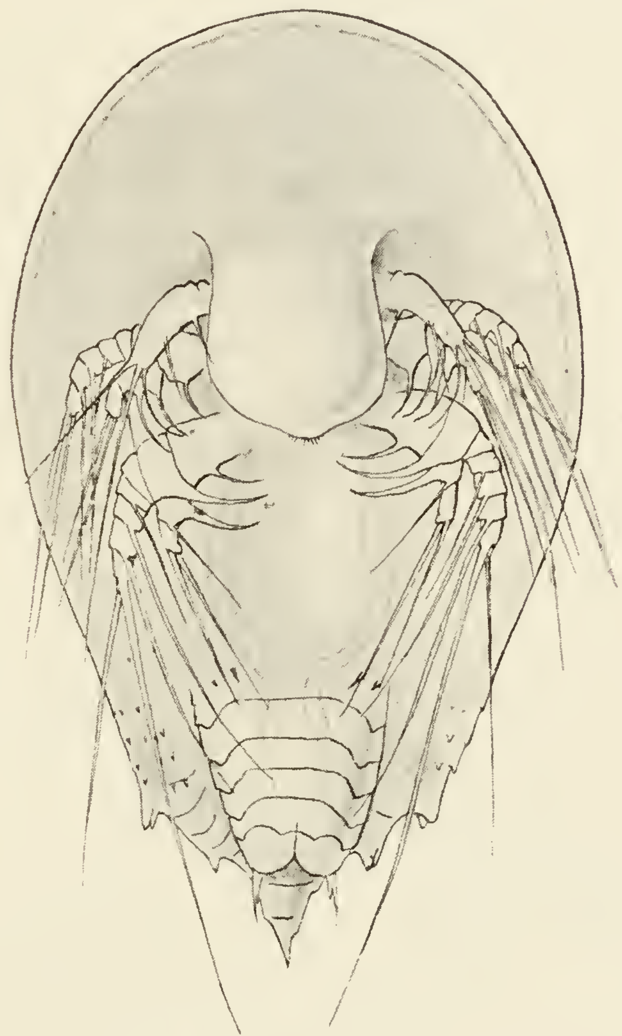


Fig. 255. *Proteolepas hanseni Steuer.* (Nach Steuer.) Nauplius, von der Bauchseite gesehen.

Unter den Trematoden finden sich die doppeltgeschwänzten *Bucephalus*-Formen im Plankton (Fig. 258).

Verhältnismäßig häufig werden in den Nordmeeren (Pratt), aber auch im Mittelmeer und in der Adria kleine Distomen angetroffen, die wir schon früher als „Apoblemen" kennen lernten. Es sind das wohl Jugendformen der appendiculaten Distomengattungen *Hemiurus* und *Aphanurus* (Loos), die gewöhnlich in Copepoden (Fig. 259) oder Sagitten schmarotzen, aber auch an Noctilucen beobachtet wurden (Pouchet).

Bevor wir darangehen, die im Detail oft recht komplizierte

„Magenfrage“ der Planktonten in großen Zügen zu behandeln, muß auf die Schwierigkeit derartiger Untersuchungen hingewiesen werden sowie auf die Notwendigkeit, auch solche Untersuchungen mit jener Sorgfalt vorzunehmen, die sie verdienen.



Fig. 256. *Microniscus sp.* (Nach Lo Bianco.)



Fig. 257. Im Plankton gefundener Scolex einer *Phyllobothriumspecies.* (Nach Claparède.)

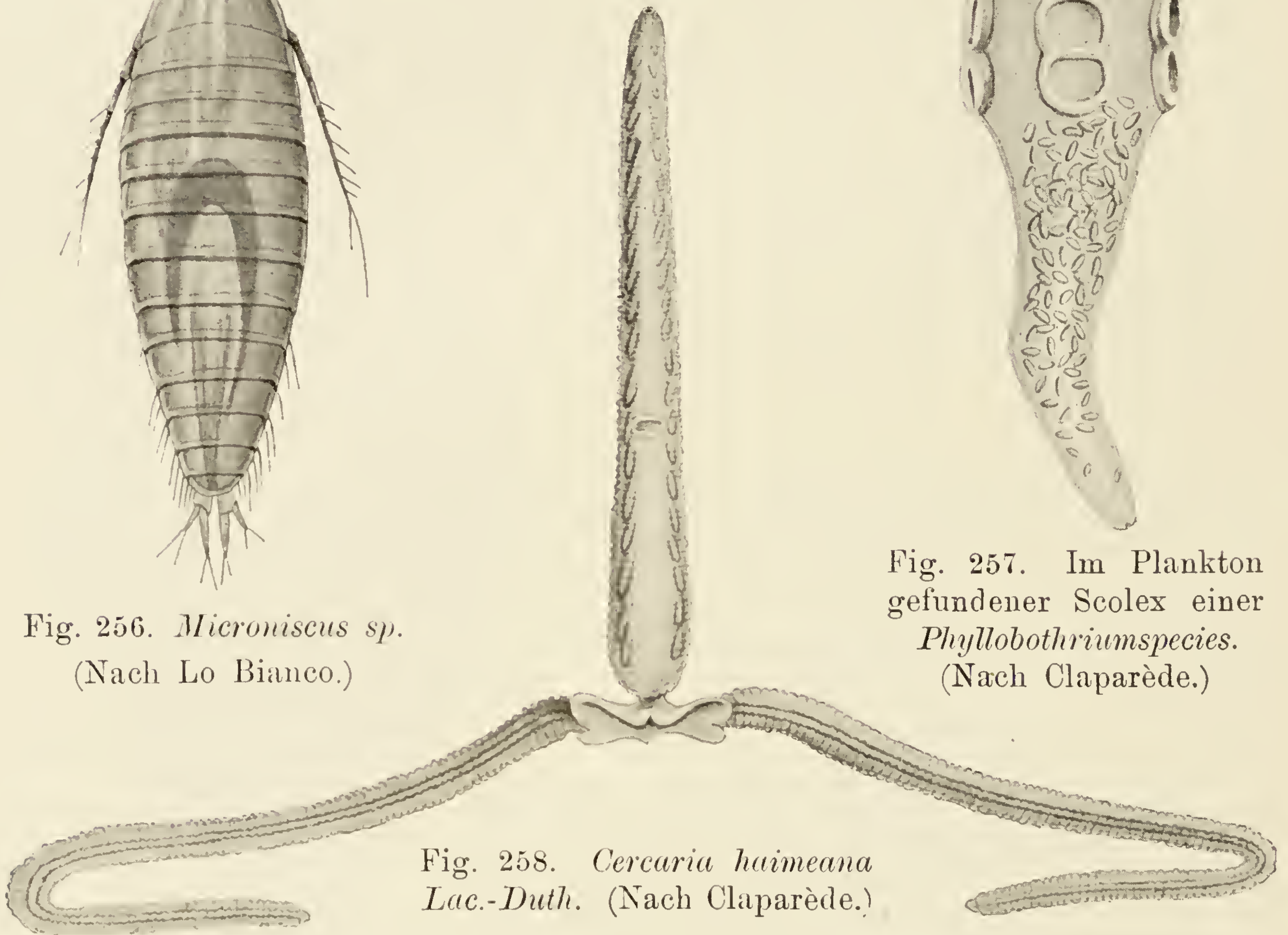


Fig. 258. *Cercaria haimeana Lac.-Duth.* (Nach Claparède.)

Endlich muß auf die auffallende Tatsache aufmerksam gemacht werden, daß in nicht wenigen, selbst voluminösen Planktonten, gewöhnlich keine Nahrungsreste oder nur Spuren davon zu finden sind. Diese Tatsache stützt die Annahme Pütters, daß viele Planktonten überhaupt auf organische, geformte Nahrung gar nicht angewiesen sind, vielmehr nach Art der Endoparasiten im Wasser wie in einer Nährlösung leben und ähnlich wie die fleischfressenden Pflanzen geformte Nahrung nur gelegentlich aufnehmen.

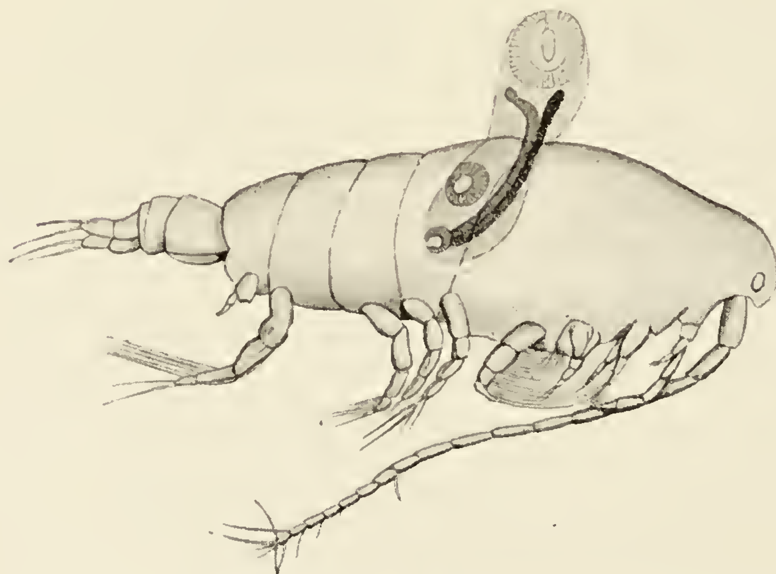


Fig. 259. *Apoblema* verläßt einen Copepoden. (Nach Pratt.)

Der Darmkanal der Zooplanktonten ist vielfach verglichen mit dem nahe verwandter Benthosformen kurz, so bei den planktonischen Cladoceren, während sich bei den limicolen Linceiden der Darm in Schlingen legt. Es hat den Anschein, als würden die Planktonten alle schwereren Organe zu reduzieren oder an eine Körperstelle zusammenzudrängen trachten (Joubin).

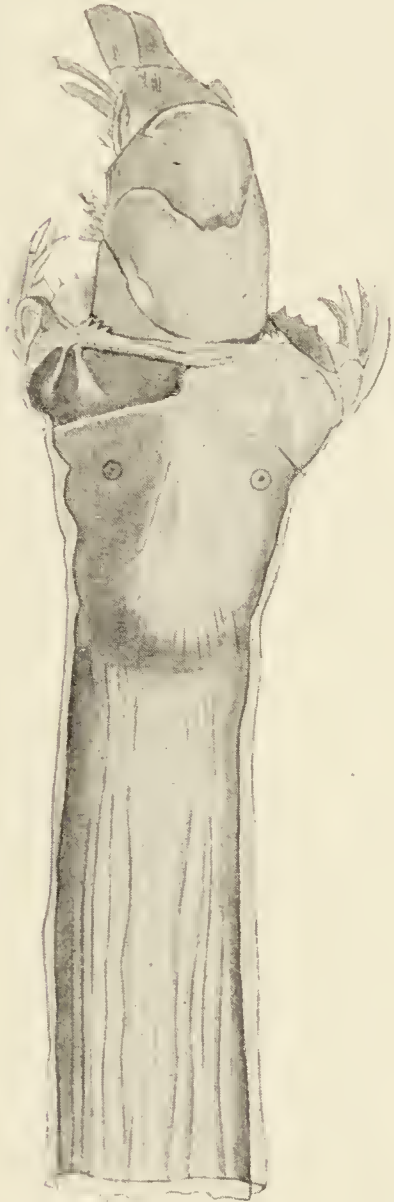


Fig. 260. Vorderkörper einer *Sagitta lyra Krohn,* im Moment, da sie einen Amphipoden, *Euprimno macropus Guér.,* verschlingt. (Nach Lo Bianco.)

Die geringe, verdauende Oberfläche des geradegestreckten Darmes sowie die verhältnismäßig geringe Menge verwertbarer Stoffe, welche die sperrigen, beschalten und gepanzerten Phytoplanktonten (Diatomeen und Peridineen) zu liefern vermögen, scheinen bei einigen Zooplanktonten eine ununterbrochene Nahrungsaufnahme zu bedingen, während andere Formen gewiß lange zu hungern vermögen, bei jeder sich darbietenden Gelegenheit aber auch imstande sind, nach Riesenschlangenart verhältnismäßig recht unförmige Beute zu verschlingen. Ein verhältnismäßig

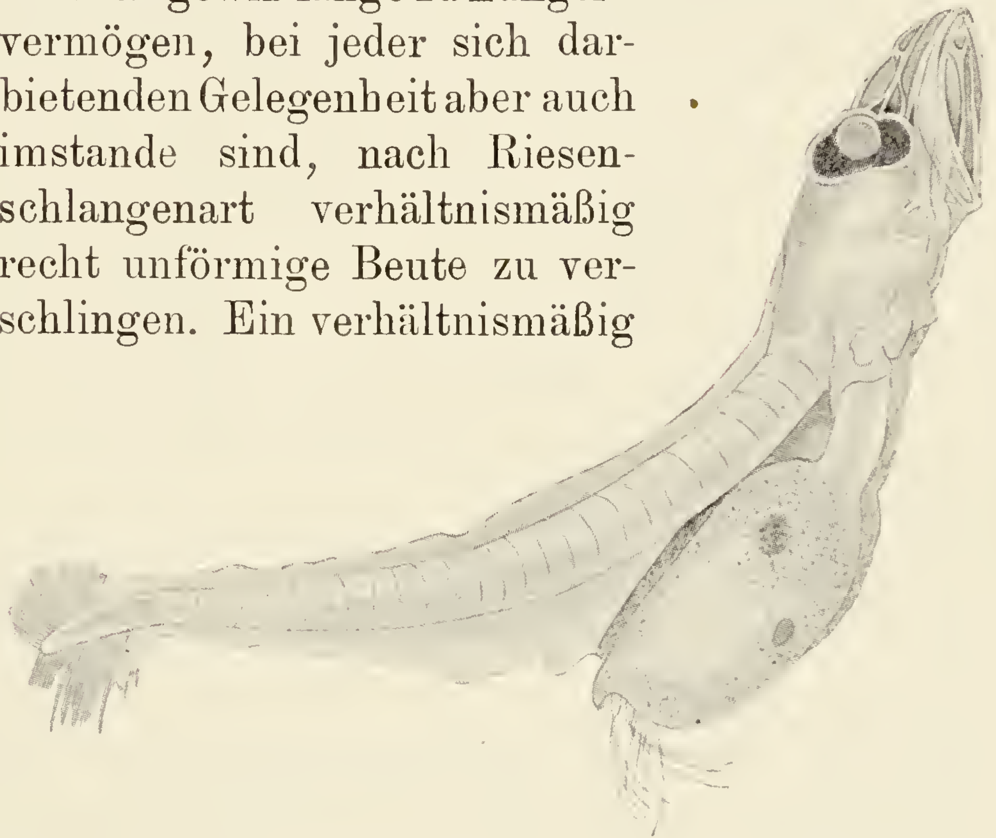


Fig. 261. Scopelidenlarve mit einem gefressenen Ostrakoden *(Conchoecia spinirostris Claus)* im Enddarm. (Nach Lo Bianco.)

großer Bissen ist der abgebildete Krebs, der von einer Sagitta eben verschlungen wird (Fig. 260). Und die Scopelidenlarve, die einen Ostracoden (*Conchoecia spinirostris*) verzehrt hat (Fig. 261), erinnert schon an die gefräßigen Tiefseefische, die bisweilen Fische bewältigen, welche ihre eigene Körpergröße übertreffen und in dem bruchsackartig erweiterten, dehnbaren Magen ihre Beute mitschleppen müssen, bis sie verdaut ist.

Wenn wir hier und da den Darm eines Planktonten mit einer und derselben Beute in vielen Stücken angefüllt finden, wird gewöhnlich die leichte Art der Erlangung und nicht etwa eine sorgfältige Auswahl der Grund dafür sein. Vielfach wird durch heftig schlagende Cilien und Extremitäten vor der Mundöffnung eine konstante Wasserströmung erzeugt, die die Nahrung herbeistrudelt (Protisten, Rotatorien, Crustaceen). Zangen (Amphipoden) oder nach Art der Schnappmesser sich schließende, an der Scheide noch dazu bedornte Fangfüße (Squilla-Larven, s. Fig. 107 S. 114) dienen zum Ergreifen und Festhalten der Beute. An den langen Pseudopodien der Globigerinen, Heliozoen und Radiolarien sowie an den Fangfäden der Quallen bleibt wie an Leimspindeln hangen, was ihnen zu nahe gekommen. Die langen, kontraktilen Fangfäden vieler Ctenophoren weisen noch besondere Klebzellen auf, deren Basis in einen kontraktilen Spiralfaden ausläuft, während das freie, konvex vorspringende Ende durch seine klebrige Beschaffenheit an Gegenständen der Berührung haftet. Ebenso bleiben nach Chun die Beutetiere an den langen, dehnbaren Angelfäden (*ft*) der Nesselknöpfe von Siphonophoren hängen (Fig. 262).

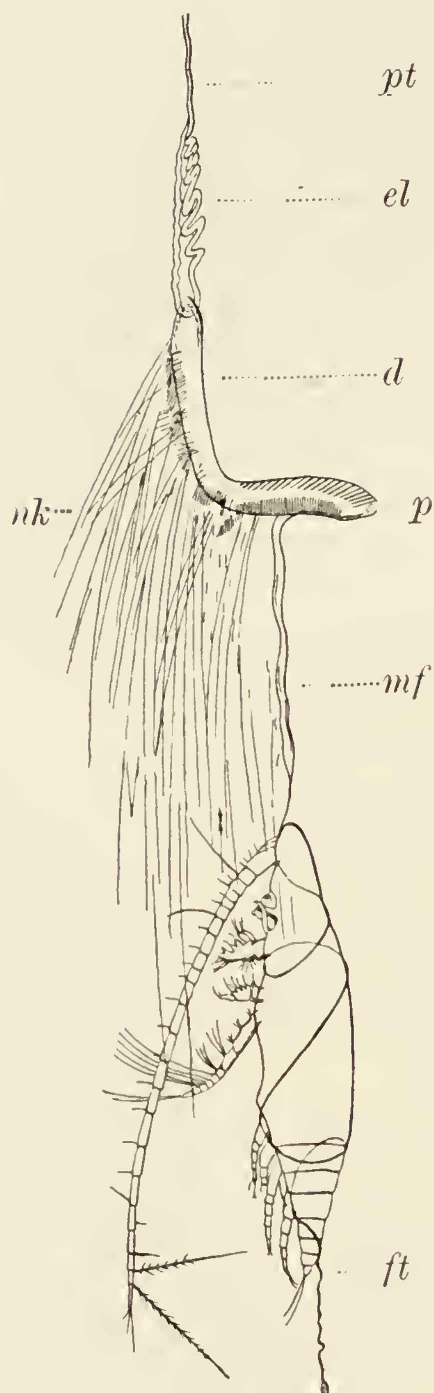


Fig. 262. Jugendlicher *Eucalanus* in den Endfaden des Nesselknopfes einer Siphonophore *(Stephanophyes superba Chun)* verwickelt. (Nach Chun.) *pt* Stiel des Seitenfadens; *el* das elastische Band, vom Nesselknopf losgelöst, hängt nur noch mit dessen Distalende *(d)* zusammen; der Proximalteil *(p)* ist aufgeklappt. Durch Fluchtbewegungen des im Endfaden *(ft)* verwickelten Copepoden ist auch die gefensterte Membran *(mf)* von den Kapseln der Batterie abgerissen; die Nesselkapseln *(nk)* werden entladen und betäuben das Tier.

Hunderte kleiner Nesselkapseln werden auf das im Endfaden verwickelte Opfer entladen. Sollten die Geschosse wirkungslos geblieben sein, so werden durch die krampfhaften Fluchtbewegungen des Opfers weitere Batterien in Aktion gesetzt; die gefensterte Membran (*mf*) reißt vom Nesselknopf ab, die offenbar in starkem Turgor befindlichen Batteriekapseln werden freigelegt, und nach Art einer Mitrailleuse wird das Opfer mit Geschossen (*nk*) überschüttet.

An dem „Nesseln“ des Meerwassers sind wohl ausschließlich mikroskopisch kleine Medusen schuld. An größeren Medusen, hauptsächlich Rhizostomen, konnte ich meist nicht den geringsten Hautreiz bei der Berührung empfinden, dagegen machte sich, wenn die genannten Medusen in größeren Mengen im Laboratorium verarbeitet wurden, alsbald eine lästige Reizung der Rachen- und Nasenschleimhaut bei allen Personen bemerkbar, die sich in dem Raum einige Zeit aufhielten. Bedenklicher ist die Nesselwirkung der Physalien, die nach Brehm bei der Berührung heftige Entzündungserscheinungen und furchtbare Schmerzen hervorrufen sollen. Portier und Richet verrieben die Filamente der Physalien und anderer Nesseltiere mit Sand und Wasser und prüften die so erhaltene Extraktionsflüssigkeit auf ihre Giftigkeit. Der Auszug aus 2 gr Nesselfäden der Physalien tötet eine Taube binnen einer Stunde; das Gift erzeugt aber auffallenderweise keine Schmerzen an der Applikationsstelle. Das Tier wird vielmehr somnolent; die Sensibilität erscheint herabgesetzt, die Temperatur erniedrigt. Häufig wird Durchfall beobachtet, und schließlich erfolgt der Tod infolge Respirationslähmung.

Der Giftstoff scheint allgemein bei Nesseltieren verbreitet zu sein und wird wegen seiner charakteristischen physiologischen Wirkung „Hypnotoxin“ genannt.



Fig. 263. *Pouchetia armata Dogiel.* (Nach Dogiel.) *NK* Nesselkapseln.

Auffallend ist das isolierte Vorkommen von Nesselkapseln bei einigen planktonischen Protisten, so bei *Pouchetia armata* (Fig. 263).

Wollen wir nun die Wanderung der organischen Substanz von den niedersten Planktonten bis zu den höchstorganisierten Bewohnern des Pelagials verfolgen, so muß zunächst beachtet werden, daß eine scharfe Grenze zwischen Produzenten und Konsumenten, zwischen Planktonten, die ihren Körper lediglich aus ungeformten gelösten Stoffen aufbauen und solchen, die der Aufnahme geformter Nahrung bedürfen, nicht besteht. Immer mehr häufen sich die Angaben, daß vor allem die chromatophorenhaltigen Protisten auch feste Nahrung aufnehmen, wie dies z. B. kürzlich wieder von Scherffel bei *Dinobryon*- und *Hyalobryon*-Arten beobachtet wurde. Namentlich Bakterien scheinen von ihnen aufgenommen zu werden. Der Besitz von Chromatophoren schließt jedenfalls animalische Ernährung keineswegs aus.

Von einem Heliozoon, *Raphidocystis lemani*, wird angegeben, daß der Körper oft stark braun gefärbt erscheint von den *Dinobryon*-Zellen, von denen das Tier sich ernährt (Le Roux).

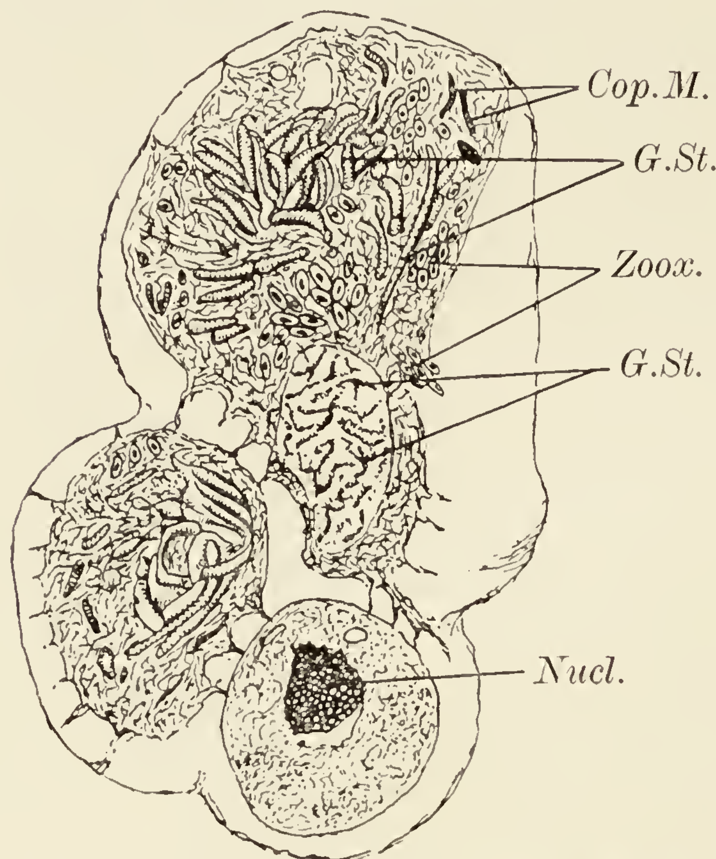


Fig. 264. Schnitt durch den Weichkörper von *Globigerina bulloides d'Orb.* (Nach Rhumbler.)

Cop.M. als Nahrung aufgenommene Copepodenmuskeln; *G.St.* Gallertstränge, z. T. einzeln, z. T. klumpig aufgeknäult; *Zoox.* Zooxanthellen; *Nucl.* Kern.

Sehr gefräßige Tiere scheinen die Planktonforaminiferen zu sein. Es ist nicht uninteressant, daß verschiedene Genera, auch wenn sie an ein und demselben Orte zusammenwohnen, verschiedene Nahrung bevorzugen; so fand Rhumbler in dem zahlreichen Foraminiferenmaterial der Planktonexpedition den Weichkörper der Pulvinuliden mit Diatomeenpanzern und kleinen kieseligen Radiolarienskeletten mehr oder weniger dicht erfüllt, während die gleichen Gebilde in den Weichkörpern der Globigerinen ganz fehlten. Im Weichkörper der Globigerinen (Fig. 264), Orbulinen und Hastigerinen fanden sich dagegen, manchmal in stärkster Anhäufung, mehr oder weniger langgestreckte quergestreifte Muskelfasern von Copepoden, die innerhalb des Foraminiferenkörpers ihrem Zerfall entgegengehen.

Wie bei den Rhizopoden und Heliozoen sind auch bei Radiolarien die Pseudopodien an der Nahrungsaufnahme beteiligt, die hier wie dort nach Haeckel einen rasch lähmenden Einfluß auf kleinere Infusorien ausüben. Als Nahrungskörper finden sich namentlich häufig Diatomeen und Infusorien, speziell die an der Meeresoberfläche so häufigen Tintinnen.

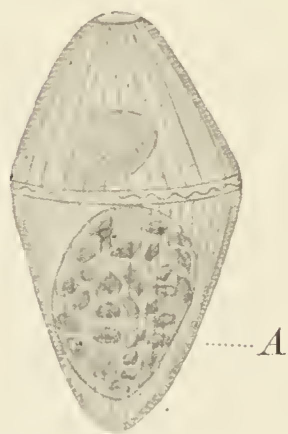


Fig. 265. *Gymnodinium spirale var. obtusum* mit aufgenommenen Algen *(A)*. (Nach Dogiel.)

Nach Dogiel ist die animale Ernährungsweise bei den Peridineen höchstwahrscheinlich viel mehr verbreitet, als bisher angenommen wurde (Fig. 265).

Ein recht gefräßiges Protozoon nennt Bütschli die *Noctiluca*. „Sie scheint ziemlich ohne Auswahl alle nicht zu großen pelagischen Organismen zu fressen, seien dies nun pflanzliche oder tierische.

Besonders dienen ihr pelagische Bacillariaceen als Nahrung, doch auch Oscillatorien und Bruchstücke verschiedener Algen.

Ähnlich dürften sich auch die beiden medusenähnlichen Cystoflagellaten *Leptodiscus* und *Craspedotella* (Fig. 266) verhalten, die sich nach den Untersuchungen von Hertwig und Kofoid von kleinen Algen nähren sollen.

Wenig wählerisch in ihrer Kost sind jedenfalls die meisten der planktonischen Metazoen. Aus der reichlichen „Urnahrung“, wie wir seit Örsted (1849) das gesamte Phytoplankton nennen, nehmen sie das, was davon am besten und leichtesten zu erreichen ist. Verhältnismäßig wenig geschätzt sind sperrige Diatomeen, von größerer Bedeutung die wegen ihrer Kleinheit bisher noch wenig bekannten und gewürdigten kleinen Peridineen: *Prorocentrum*, *Heterocapsa*, *Glenodinium*, *Gymnodinien*, schließlich *Rhodomonas* und *Eutreptia* sowie die oft erwähnten Coccolithophoriden. Endlich macht noch Lohmann auf eine andere bisher wenig beachtete Nahrungsquelle aufmerksam, nämlich auf den überall im Meere verbreiteten Detritus.

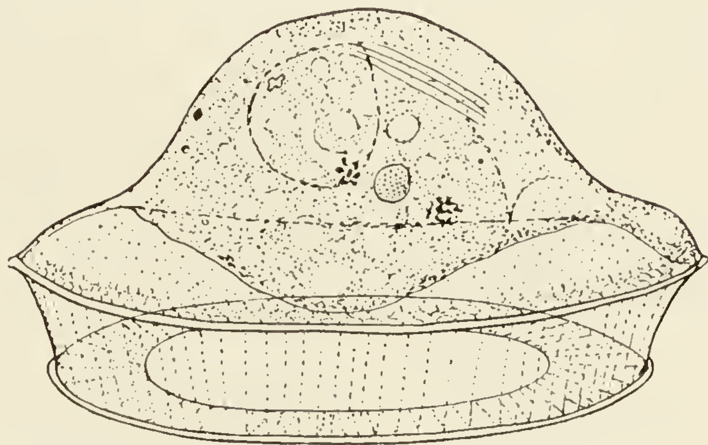


Fig. 266. *Craspedotella pileolus Kofoid.* (Nach Kofoid.)

Von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung scheinen die Schizophyceen zu sein, namentlich im Meere, während im Süßwasser die Cladoceren oft so reichlich *Clathrocystis* und dergleichen aufnehmen, daß von dieser Nahrung der Darm bis zu den Leberhörnchen grün gefärbt erscheint. Namentlich *Chydorus sphaericus* ist in seinem planktonischen Vorkommen vielfach geradezu an das gleichzeitige Vorkommen der erwähnten Alge gebunden (Strodtmann).

Die Cladoceren werden wir überhaupt der Hauptsache nach als Vegetarianer zu betrachten haben.

Größtenteils omnivor sind die Copepoden, carnivor dagegen die höheren Krebse, und Ähnliches gilt wohl auch von der Mehrzahl der planktonischen Coelenteraten.

Die Nahrung der planktonischen Echinodermen- und Wurmlarven scheint größtenteils aus Einzelligen zu bestehen.

Ausführlichere Angaben liegen über die Nahrung der planktonischen Süßwasserrotatorien vor. Der bräunliche Darminhalt der *Anuraea* läßt auf Detritus schließen, bisweilen scheint sie aber auch

planktonische Grünalgen aufzunehmen. *Notops* frißt Diatomeen. *Asplanchna* läßt sich nach Amberg in ihrer Nahrungsaufnahme leicht kontrollieren. Kleine Algen aller Art, von Diatomeen speziell *Synedra delicatissima*, einzelne Dinobryonzellen, kleine Peridineen bilden ihre Nahrung. Schröder fand im Magen einer *Asplanchna priodonta* 3 Euglenen, 5 Peridineen, 23 *Stephanodiscus*; andere Individuen hatten 40 und mehr *Dinobryon*-Zellen gefressen. Ähnlich ernährt sich *Synchaeta*. In einer marinen *Synchaeta* fand Lohmann einmal 5 *Tintinnopsis nucula*. Ein Aasfresser dürfte nach den Beobachtungen Linders *Triarthra* sein. Im Lac de Bret konnte nämlich dieses Rotator wiederholt in kleineren Gesellschaften im Panzer abgestorbener Copepoden beobachtet werden. Offenbar suchen sie die absinkenden Leichen auf, um sie leer zu fressen. Vielleicht läßt sich aus dieser Beobachtung auch erklären, warum diese kleinen Leichenschänder in manchen Seen, wie im Vierwaldstätter, dem Leichenregen folgend, in tiefere Regionen hinabsteigen als andere Arten dieser Gruppe.



Fig. 267.
Dexiobranchaea ciliata (*Gegenbaur*).
(Nach Schiemenz.)

Unter den planktonischen Mollusken ernähren sich nach Schiemenz die thecosomen Pteropoden von kleinen Organismen (Lohmann fand viel Coccolithen in Pteropoden!) bzw. Detritus, welchen sie sich durch einen Flimmerapparat nach der Mundöffnung zuwirbeln; die Gymnosomen sind arge Räuber, die sich vornehmlich von den Thecosomen ernähren. Dazu sind sie besonders angepaßt. Sie haben die verschiedenartigsten Saugnäpfe, genau so wie die Cephalopoden, um sie unter plötzlicher Hervorschleuderung an die Schalen der Thecosomen anzuheften und diese so zu fangen. Schiemenz konnte sogar beobachten, wie kleine Gymnosomenlarven bei Annäherung eines Thecosomen aus den kräftig entwickelten Hautschleimdrüsen plötzlich einen langen Schleimfaden ausstießen und damit ihre Beute fingen.

„Ist nun ein Thecosom gefangen, und der Gymnosom macht sich daran, ihn aufzufressen, so zieht ersterer sich in die Schale zurück. Allein das hilft ihm nichts, denn der Gymnosom hat (Fig. 267) weit ausstülpbare Hakensäcke und einen ebensolchen Rüssel, welche in die Schale gezwängt werden und den Thecosomen aus der Schale herausfressen. Die kleinen Gymnosomenlarven kriechen dabei manchmal halb oder dreiviertel in die Schalen von *Creseis* und *Limacina* hinein.“

Die kleinen Molluskenlarven dürften hauptsächlich Pflanzenfresser

sein. *Dreyssensia*-Larven leben z. B. größtenteils von Kieselalgen (Meisenheimer).

Im Darm der Salpen fand ich größtenteils Schalen von Diatomeen und Peridineen. Auch Radiolarien, Foraminiferen, selbst kleine Krustaceen werden als Nahrung der Salpen angegeben. Man kann daher sehr wohl allein aus der Untersuchung der Fäkalmassen pelagischer Tunicaten ein Bild von der Zusammensetzung des Planktons an dem Fangorte der Tiere gewinnen, soweit dasselbe aus Kiesel-, Kalk- oder Chitinskelette besitzenden Arten besteht.

Sehr genau sind wir durch Lohmanns Untersuchungen über die Nahrung der Appendicularien unterrichtet. Wegen des feinen Reusenapparates beschränkt sich der Fang dieser Tiere im allgemeinen auf kleine kugelige oder ei- bis spindelförmige Formen von durchschnittlich 3—20 μ Durchmesser. *Chaetoceras, Bacteriastrum,* auch die langgestreckten Rhizosolenien, Ceratien, die meisten Radiolarien sind ausgeschlossen. Dagegen sind kleine Nitzschien, Coscinodiscen, nackte und schalentragende Chrysomonadinen, Gymnodinien und kleine gepanzerte Peridineen, nackte Flagellaten und Rhizopoden sehr häufig; auch Bakterien werden oft in großer Menge gefangen.

Von größter Bedeutung ist das Plankton als ausschließliche Nahrung für alle planktonisch lebenden Fischlarven und Jungfische. Daß diese zuweilen recht große Bissen zu bewältigen verstehen, wurde schon früher gesagt. Wenn wir nun den Darminhalt planktonischer Fischlarven und Jungfische untersuchen, fällt uns sofort die Einheitlichkeit der aufgenommenen Nahrung auf. In einer Fischlarve aus einem schwedischen See fand ich z. B. ausschließlich Bosminen. Jungfische aus böhmischen Teichen ernähren sich bisweilen ausschließlich von Copepoden. Eine recht monotone Nahrung haben nach Nüsslin die jungen Blaufelchen. Die Jungfische des Zürichsees nehmen zeitweise enorme Mengen treibender Ephippien auf.

Von marinen Jungfischen der Adria hatten etwa 3 cm große Jungfische von *Belone* und *Mugil* hauptsächlich Copepoden gefressen, die letzteren wohl auch einige Diatomeen und Peridineen im Darm, die aber unbeabsichtigt mitaufgenommen sein konnten; ein gleich großer *Lophius* ausschließlich Sagitten, ein 6 cm langer *Gadus euxinus* lediglich planktonische Copepoden und Cladoceren.

Über den hohen Wert des Planktons als Nahrung aller jener Fische, die ihre Jugend nicht am Ufer oder in den Algenwiesen der Meeresküste, sondern im freien Wasser verbringen, sind wohl alle Ichthyologen einig, wenngleich die Versuche der künstlichen Fischzucht gezeigt haben, daß auch solche Jungfische ohne Planktonnahrung

bei entsprechender künstlicher Ernährung aufzuziehen sind. Jedenfalls ist Naturfutter den unterschiedlichen Surrogaten vorzuziehen; nur ist das erstere nicht immer in genügender Quantität und in entsprechender Qualität erhältlich. Bei den Jungfischen des Süßwassers ist es verhältnismäßig leicht, in kleinen Tümpeln oder gar Tonnen die nötigen Mengen an Entomostraken zu züchten. Die marinen Fischzuchtanstalten werden namentlich in südlicheren Breiten wegen der verhältnismäßig geringeren Planktonmengen der südlicheren Meere zu einem passenden Ersatzfutter, etwa der wiederholt erwähnten *Dunaliella* (Fig. 19 S. 49) oder zu Algensporen greifen müssen.

Weniger gleichsinnig wird der Wert des Planktons als Nahrung der ausgewachsenen Fische namentlich von den Limnobiologen beurteilt: hier eine „ekelhafte unwissenschaftliche Reklame, welche dem Plankton zu seinem Ansehen verholfen hat", dort eine möglicherweise zu extreme Herabsetzung seiner Bedeutung als Fischnahrung. Vielleicht ist auch hier der Mittelweg der beste.

Wir können die Nahrung unserer Fische einteilen in:

1. Luftnahrung,
2. Planktonnahrung,
3. Bodennahrung,
4. Ufernahrung.

Damit sind aber lediglich die Nahrungsquellen gemeint, die den Fischen zur Verfügung stehen, und es soll damit nicht gesagt sein, daß ein Fisch, der seine Nahrung gewöhnlich einer der erwähnten Biocoenosen entnimmt, nicht auch durch zeitliche oder örtliche Verhältnisse veranlaßt, recht gut von einem anderen Futter zu leben vermag. Schiemenz möchte daher die Nahrung unserer Süßwasserfische einteilen in:

1. die Hauptnahrung; sie besteht aus denjenigen Organismen, welche die Fische mit Vorliebe fressen, von denen sie sich im allgemeinen ernähren und die sie, wenn sie überhaupt dazu in der Lage sind, aller anderen Nahrung vorziehen;

2. die Gelegenheitsnahrung ist diejenige, welche der Fisch frißt, weil er gerade eine passende, bequeme Gelegenheit dazu hat;

3. die Verlegenheits- oder Notnahrung, welche der Fisch zu sich nimmt, weil er eine ihm zusagende Nahrung nicht finden kann.

Bezüglich der Planktonnahrung, die uns ja hier ausschließlich interessiert, werden wir füglich im Anschluß an Arnold zu unterscheiden haben:

1. konstante Planktonkonsumenten, das sind solche Fische, bei denen Plankton die Hauptnahrung darstellt. Ein großer Teil der pelagisch lebenden Fische ist dieser Gruppe zuzuzählen;

2. temporäre Planktonkonsumenten, das sind nicht nur jene Fische, welche in der Jugend von Plankton leben und später zu der Ernährung mit Benthosformen übergehen; ich möchte vielmehr dahin auch jene Fische zählen, die auch im erwachsenen Zustande Plankton als Gelegenheits- oder Verlegenheitsnahrung aufnehmen.

Zur ersteren Gruppe gehören von Süßwasserfischen der Stint (*Osmerus eperlanus*), die Maränen-(*Coregonus*-)Arten, die Laube oder Uckelei (*Alburnus lucidus*), von Seefischen vor allem die Clupeiden.

Als temporäre Planktonkonsumentin ist die Plötze (*Leuciscus rutilus*) zu nennen, die, wenn sie die ihr zusagende Nahrung am Ufer oder aus der Luft nicht findet, als Verlegenheitsnahrung Plankton aufnimmt. Arnold fand im Darm von Winterplötzen massenhaft *Anuraea cochlearis* (N. B. nach Behandlung des Darmes mit 10% Kalilauge).

Dasselbe gilt vom Brachsen (*Abramis brama*), der vorwiegend der Schlammfauna am Grunde nachgeht. Fehlt diese, dann greift auch er zuletzt in die Zone des freien Wassers über, wo er Plankton findet. Dieses stellt aber eine richtige Notnahrung dar, bei welcher er nicht ordentlich wächst (Schiemenz).

Bei den marinen Grundfischen ist offenbar selten oder nie Veranlassung, die Ernährung aus der Kindheit Tagen aufzunehmen, wohl aber nehmen auch hier echt pelagische Planktonfresser bisweilen Benthosformen auf. Das hängt vielleicht mit den Wanderungen der Hochseefische zusammen, die sie in Küstennähe bringen.

Nach Heincke kann für alle Lokalformen des Herings gelten, daß seine Nahrung der Hauptsache nach aus Tieren des Planktons besteht, und zwar aus solchen, die über gewisse Areale in großer Individuenzahl verbreitet sind. So sind Copepoden (*Temora longicornis* und *Oithona*) nach Möbius die Hauptnahrung des Herings der westlichen Ostsee, von *Calanus finmarchicus* leben nach Nordgaard die Heringe an den norwegischen Küsten. Nach den umfassenden Untersuchungen von Brook, Calderwood und A. Scott ist die Hauptnahrung der Heringe an der Ostküste Schottlands eine andere als an der Westküste. An der Ostküste hat die große Mehrzahl aller Heringe ihre Hauptfraßzeit vom Dezember bis April und nährt sich dann in der offenen See fast ausschließlich von *Hyperia gelba*, gegen Ende der Fraßzeit von Schizopoden (*Nyctiphanes norvegica*). An der Westküste fällt die Hauptfraßzeit auf die Monate April bis September; die Hauptnahrung sind hier Copepoden, später Schizopoden. Der Hering ist in seiner Nahrung durchaus nicht wählerisch. Er frißt neben Planktontieren auch *Chironomus*-Larven und -Puppen, Gammariden u. a. Süßwasser- und Uferorganismen, selbst Fische. Im Windebyer

Noor, einem durch einen Damm jetzt fast abgeschlossenen und stark ausgesüßten Teile der Eckernförder Bucht, nährt er sich nach Jenkins hauptsächlich von *Mysis vulgaris*. Nach Dunn sollen Hering, Makrele und Sardine an den Küsten von Cornwall im Frühling von den die See weithin olivengrün verfärbenden Sporen der Melanospermeen leben. Der Mageninhalt der im Dollart gefangenen Sardellen (*Engraulis encrasicholus*) bestand nach Ehrenbaum vorwiegend aus Crustaceen (Copepoden und jungen Garneelen).

Recht verschieden ist da und dort der Darminhalt der Sardinen. Pouchet und de Guerne fanden die Mägen der französischen Sardinen einmal vollgepfropft mit Peridineen, im Minimum 20 Millionen von *Peridinium divergens* und *polyedricum* in einem Fisch. Die adriatischen Sardinen fressen hauptsächlich Planktoncopepoden, Sagitten, daneben Decapodenlarven und selbst Fischeier. Da ich aber gelegentlich auch litorale Krebse, kleine Schnecken und Muschelschalen im Magen auffand, müssen wir annehmen, daß auch die Sardine bisweilen sich aus der Küstenregion ihre Nahrung holt.

Nach all dem hat es den Anschein, als würde auch für die Planktonfresser unter den Fischen der von Schiemenz ausgesprochene Satz Geltung haben: „Der Fisch frißt schließlich das, was er hat.“

Mit den Fischen ist indessen die oberste Reihe der Planktonzehrer noch nicht erreicht. Im Meere wenigstens gesellen sich ihnen als nicht zu unterschätzende Tischgenossen noch Vögel, Robben und Wale hinzu. Während der Discovery-Expedition wurden im Magen der antarktischen Pinguine und Robben Massen von *Eucopia* (*Euphausia*) *australis* gefunden, die zwischen dem 66. und 72.^{0} s. B. in bedeutenden Mengen anzutreffen sind.

Das so oft geschilderte, so überwältigend reiche Leben der arktischen Vogelberge wäre nicht möglich, wenn nicht all diese gewaltigen Vogelmassen, soweit sie nicht, wie etwa die Bürgermeistermöwe (*Larus glaucus*), vom Raube leben, Planktonfischer wären (Römer). Einige nordische Schwimmvögel (*Uria*-Arten) leben zu gewissen Jahreszeiten (Februar, März) hauptsächlich von *Mysis*-Arten (nach Kapitän Holböll von Aurivillius cit.).

Daß die Wale nahezu ausschließlich von kleinen Planktonten leben, ist längst bekannt. Ein Finnwal, an dessen Jagd Römer teilgenommen, hatte 2 cbm Mageninhalt an Planktonkrustern, und daraus kann man sich ungefähr eine Vorstellung machen, welche Tiermengen zur Ernährung eines so kolossalen Seesäugers notwendig sind.

Neben den Tieren des Pelagials finden sich auch unter den

Organismen des Benthos zahlreiche Planktonzehrer — im Süßwasser sowohl wie im Meere.

Im Süßwasser ist die Zahl der festsitzenden Tiere, namentlich solcher ohne Strudelapparat, geringer als im Meere. Von den beiden Polypen des Süßwassers, *Cordylophora* und *Hydra*, hat die letztere die Fähigkeit, sich abzulösen und kriechend fortzubewegen, ja sogar, wie wir hörten, an der Oberfläche des Wassers aufgehängt, sich treiben zu lassen — eine zweifellos sehr zweckdienliche Einrichtung für den Fall, daß wegen mangelnder Bewegung im Wasser oder aus anderen Gründen keine Nahrung zugeführt wird. Schon zahlreicher sind im Süßwasser solche festsitzende Tiere, welche durch besondere Strudelapparate Wasserbewegung künstlich erzeugen können, wie z. B. die festsitzenden Infusorien, Bryozoen und Spongien. Solche Tiere endlich, die wie die Muscheln ebenfalls von „organischem Wasserstaub“ mit Hilfe von Strudelorganen sich ernähren, aber noch eine gewisse Fähigkeit der Ortsbewegung besitzen, sind im Süßwasser im allgemeinen beweglicher als im Meere (Heincke). Von der *Dreyssensia* z. B. ist bekannt, daß sie alljährlich erhebliche Wanderungen in vertikaler Richtung ausführt (Frenzel).

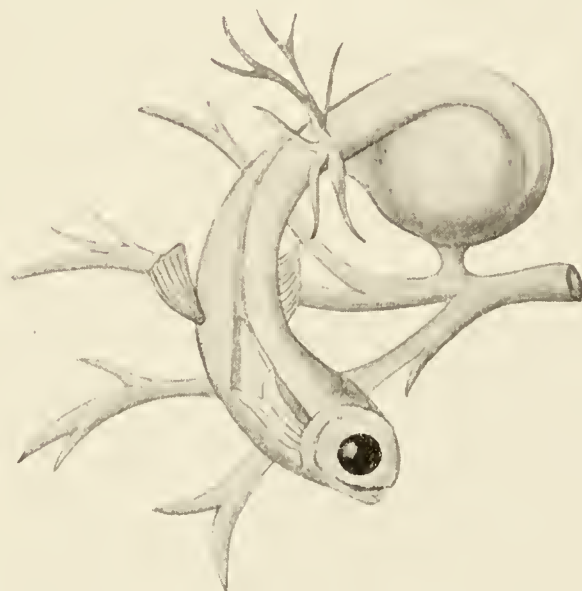


Fig. 268. Einzelne Blase des Wasserschlauches mit gefangenem Fischchen. (Nach Knauthe.)

Ein eigenartiger Feind aus dem Pflanzenreiche bedroht die planktonischen Entomostraken; es ist das der Wasserschlauch (*Utricularia*), dessen Blätter mit blasigen Fangapparaten ausgerüstet sind. Eine mäßig große Pflanze vermag in anderthalb Stunden in einer einzigen Blase 12 Daphnien einzufangen. Eine kleine, etwa 15 cm lange Pflanze mit 15 entwickelten Blättern, deren jedes durchschnittlich 6 Blasen trug, hatte etwa 270 ziemlich große Krebschen zu sich genommen (Lampert).

Wie unsere Abbildung (Fig. 268) zeigt, kann der Wasserschlauch selbst der Fischbrut gefährlich werden.

Endlich ist auch ein großer Teil der marinen Benthosformen auf Planktonnahrung angewiesen, was schon daraus hervorgeht, daß die Benthosfauna an jenen submarinen Gehängen am üppigsten gedeiht, über die ein planktonreicher Strom hinwegzieht.

Doflein ist entzückt von dem Tierreichtum der Sagamibucht in Japan, den er ebenfalls aus dem Zusammentreffen zweier verschieden-

temperierter Meeresströme erklärt. In der Farbenpracht der blumenähnlichen Polypen erblickt er ein Lockmittel, mit dem vielleicht die Planktonten, wie die Insekten zu den Blumenkelchen, hingezogen werden. „Die Zeichnungen und Farbflecke sind oft angeordnet wie die Saftmale der Blumen.“ Dazu kommt noch das Leuchtvermögen vieler offenbar planktonfressenden Benthosbewohner. „Von diesem Gesichtspunkt betrachtet, erscheint es denn auch durchaus zweckmäßig, wenn z. B. bei Pennatuliden die Phosphoreszenz immer an den Rändern der Blätter, welche die Polypen tragen, auftritt. Unbeweglich verharren die Polypen im stillen Wasser und vertrauen dem Köder, den ihre Schönheit bildet.“

Unverhältnismäßig reich ist auch die Grundfauna bisweilen in stillen, seichten Buchten und Hafenwinkeln, in denen sich, wie in einer Sackgasse, das Plankton anstaut. In der heute teilweise schon verschütteten „Sacchetta“ des Triester Hafens fand ich so dicht gedrängte Kolonien, wahre Rasenplätze von *Anemonia sulcata* wie nirgends sonst im Triester Golf.

Neben den erwähnten Coelenteraten kommen noch Muscheln als Planktonzehrer hauptsächlich in Betracht. In der Kieler Föhrde liefern sie das Hauptkontingent der Planktonfresser. Rauschenplatt erwähnt noch Balaniden, Mysis und Ascidien als wichtige Planktonfresser.

Endlich ist ja auch das reiche, vielgestaltige Leben der Tiefsee nach der herrschenden Ansicht nur möglich, weil der Überschuß des darüber flutenden, fast unerschöpflichen Planktonlebens ihm zugute kommt.

Wir haben gesehen, daß das Plankton in der höheren Tierwelt des Pelagials wie in der Benthosfauna reichlich Abnehmer findet. All die leeren Gehäuse und Schalen fallen endlich, soweit sie nicht auf der oft langen „letzten Reise“ sich im Wasser auflösen[1]), nieder und bedecken weithin als dicke Schicht den Boden. Nach Lohmanns Berechnungen würden 250 Jahre nötig sein, um eine Sedimentschicht von nur 1 mm Dicke zu liefern, die aus Coccolithen und Globigerinen im Verhältnis von 1:4 gemischt ist und also nicht weniger als 1000 Jahre, um 1 mm reinen Coccolithenschlamm zu bilden.

Den ersten Versuch zu einer umfassenden, wissenschaftlichen Klassifikation der ozeanischen Bodenablagerungen haben John Murray und A. Renard geliefert, als sie 1891 ihren großen Bericht über die von der Challenger-Expedition heimgebrachten Bodenproben veröffentlichten. Aus dem kürzlich von Krümmel gegebenen System der

1) In den Faecesballen planktonischer „Skelettsammler“ sind sie davor am besten geschützt (Lohmann).

ozeanischen Bodensedimente interessieren uns hier nur die „eupelagischen oder landfernen Tiefseeablagerungen.“ Diese lassen sich unterteilen in:

A. Epilophische Bildungen,
  a) kalkhaltige Tiefseeschlamme,
    1. Globigerinenschlamm,
    2. Pteropodenschlammm,
  b) kieselhaltige Tiefseeschlamme,
    3. Diatomeenschlamm,

B. Abyssische Bildungen,
    4. Roter Tiefseeton,
    5. Radiolarienschlamm.

Die epilophischen Sedimente sind nach Krümmel hauptsächlich ein Erzeugnis der Kalk- und Kieselgehäuse- oder -gerüste verschiedener Planktonten, tierischer sowohl wie pflanzlicher. Unter den kalkigen Ablagerungen tritt der Globigerinenschlamm (Fig. 269) an die erste Stelle: sein Gesamtareal ergibt sich zu rund 105 Millionen qkm oder 29,2 % der ganzen Meeresfläche. Sein Hauptgebiet aber ist der Atlantische Ozean, wo er mit etwas über 44 Millionen qkm entfaltet ist und alle anderen Sedimente in den Schatten stellt. Im Indik beherrscht er 31 Millionen, dagegen tritt er auffallend zurück im Pazifik, von dessen Riesenfläche nur 30 Millionen ihm gehören.

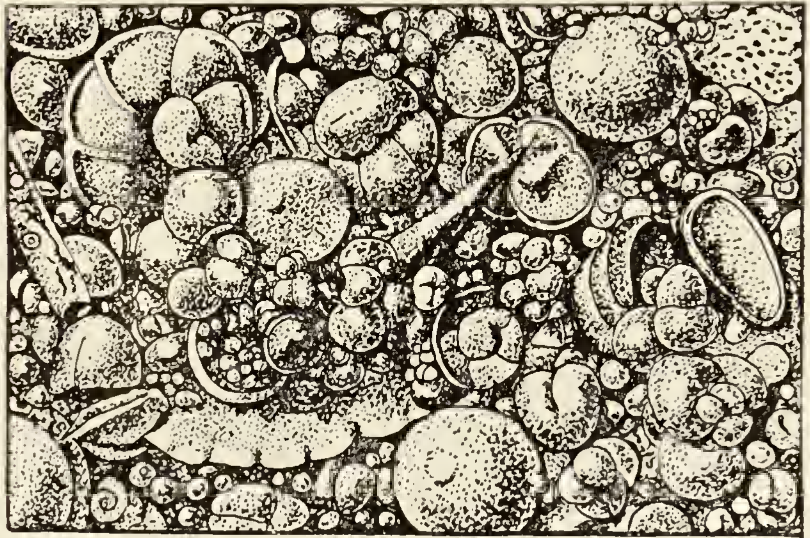


Fig. 269. Globigerinenschlamm. (Nach Murray und Renard aus Krümmel.)

Lohmann fand in den obersten Schichten des atlantischen Globigerinenschlammes eine ziemliche Anzahl von Panzern sehr zarter Diatomeen (*Rhizosolenia*, *Chaetoceras*, *Bacteriastrum*). Coccolithen wurden in allen Proben gefunden, an manchen Stellen in solcher Menge (68 % des Gesamtgewichtes, 71 % des Gesamtvolumens), daß man eigentlich besser von einem Coccolithenschlamm sprechen sollte. Nachdem schon Ehrenberg im Jahre 1836 und Gümbel im Jahre 1870 gezeigt hatten, daß manche Kreide- und Kalksteine fast ausschließlich aus Coccolithen gebildet werden, hat in neuerer Zeit Voeltzkow nachgewiesen, daß eine Anzahl von Riftkalken der Inseln

des Indik so ausschließlich aus Coccolithen bestehen, daß sie direkt als Coccolithenkalke bezeichnet werden könnten.

Der Pteropodenschlamm (Fig. 270) ist nur eine gewissen tropischen und subtropischen Rücken eigene Abart des Globigerinenschlammes. An seiner Bildung beteiligen sich die Schalen der Pteropoden (*Limacina, Clio, Cavolinia*) und Heteropoden (*Carinaria, Alanta*). Der Pteropodenschlamm umrahmt viele tropische Inselbänke und -brücken in Tiefen von 1000—2700 m; in größeren Tiefen halten sich die meist etwas delikaten Schalen nicht mehr — dann ist der Globigerinenschlamm wieder typisch und allein da.

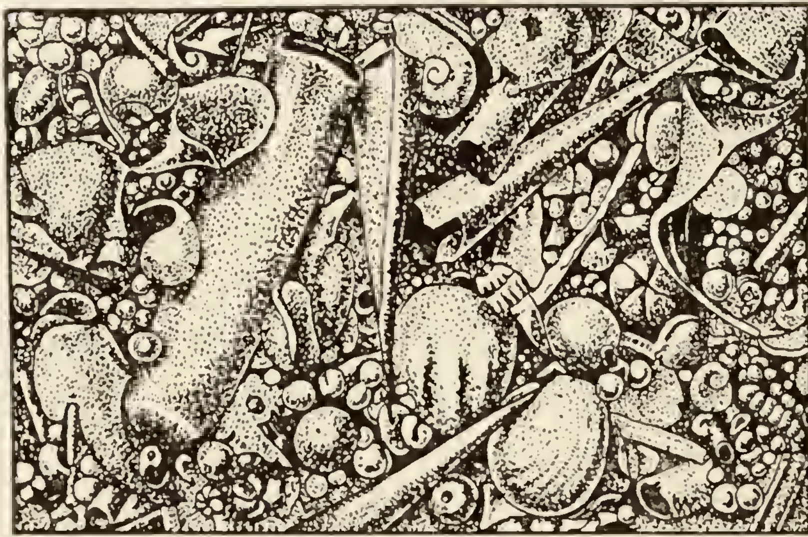


Fig. 270. Pteropodenschlamm.
(Nach Murray und Renard aus Krümmel.)

Der Diatomeenschlamm (Fig. 271) ist, wie früher schon erwähnt wurde, überwiegend eine Bildung der höheren Breiten beider Hemisphären.

Ein geschlossener Gürtel dieses Sedimentes umgibt den Erdball in den höheren Südbreiten mit einem Areal von fast 22 Millionen qkm. Am schmalsten ist er südlich von Amerika, am breitesten anscheinend im Indik. Insgesamt nimmt der Diatomeenschlamm ein Areal von rund 23 Millionen qkm oder 6,4% der irdischen Meeresböden ein.

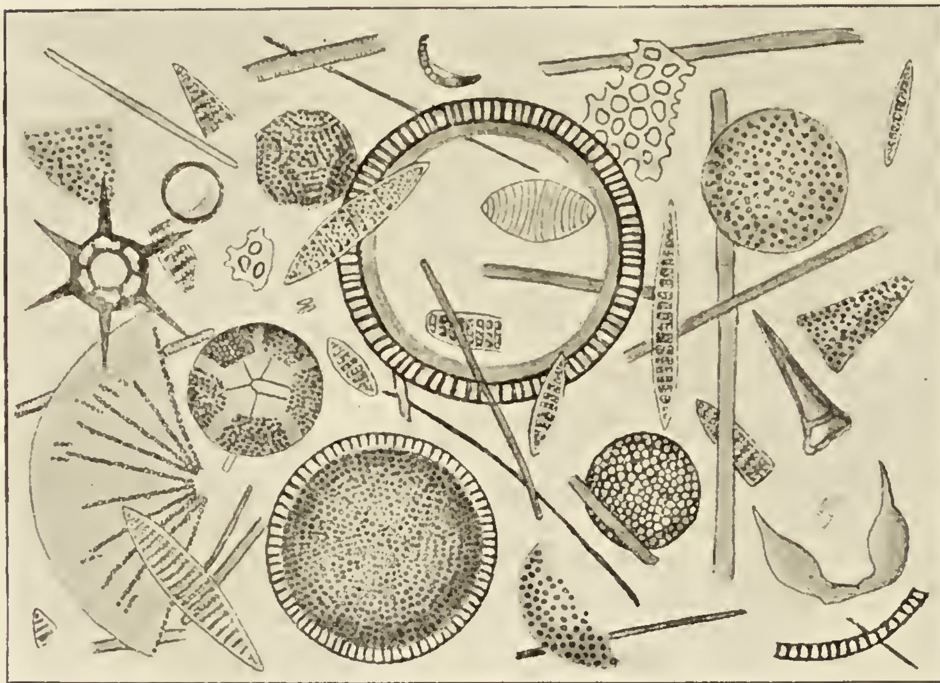


Fig. 271. Diatomeenschlamm.
(Nach Chun aus Krümmel.)

Die abyssischen Sedimente werden wesentlich durch den roten Tiefseeton gebildet, der in typischen Proben fast ganz ohne Planktonreste bleibt, wo aber doch solche vertreten sind, die kalkigen Teilchen ausschließt und nur die kieseligen duldet. So fand Lohmann im

roten Ton aus dem Atlantik gar nicht selten eine dickschalige, große Diatomee, *Coscinodiscus radiatus.* Die Entstehung des roten Tones ist noch nicht vollkommen aufgedeckt. Nach einer Ansicht, die manches für sich hat, wird er als das letzte Zersetzungsprodukt des pelagischen Sedimentmateriales angesehen. Er bedeckt insgesamt etwas über 130 Millionen qkm, also 36,1% des ganzen Meeresbodens und tritt damit an die erste Stelle unter allen ozeanischen Bodenablagerungen. Seine Hauptverbreitung liegt zwischen 50° s. u. n. Br. Beherrschend ist seine Stellung auf der Wasserhalbkugel der Erde, während der Globigerinenschlamm über die Meere der Landhalbkugel dominiert.

Lediglich eine Abart des Tiefseetones stellt der Radiolarienschlamm dar (Fig. 272).

Er verdankt seinen Namen der reichlichen Beimengung (mehr als 20%) von kieselhaltigen organischen Resten, bestehend aus den Gehäusen von Radiolarien, Spongiennadeln und Diatomeenkapseln.



Fig. 272. Radiolarienschlamm aus dem Indischen Ozean. (Nach Krümmel.)

Anknüpfend an die Voeltzkowschen Funde von Coccolithenkalken im indischen Inselreich müssen wir uns die Frage vorlegen, wieweit den modernen eupelagischen Sedimenten entsprechende Ablagerungen in den Gesteinen der heutigen Festlandsmasse vertreten sind.

Unter den eupelagischen, fossilen Sedimentformationen steht die Kreide obenan. Schon 1858 bezeichnete Huxley den Globigerinenschlamm als die moderne Kreide und als „Nachkommen der Kretazeischen in gerader Linie", als einen Erben, der sich im alten Besitzstande in den Ozeanen gehalten habe.

Immerhin gibt das Vortreten der Textularien und Rotalien in der Kreide, also jener Foraminiferen, die heute wenigstens nicht planktonisch leben, sondern benthonische Seichtwasserformen darstellen, zu denken, und wir werden vielleicht mit Krümmel die fossile

Kreide doch nicht als direkten Vorfahr unseres Globigerinenschlammes zu betrachten haben, sondern, um in Huxleys Ausdrucksweise zu bleiben, vielleicht als Angehörige einer inzwischen ausgestorbenen Seitenlinie, die vielleicht die Nebenmeere beherrschte.

Auffallend ist, daß eupelagische Sedimente in den Gesteinen der heutigen Kontinente recht spärlich zu finden sind, was zur Theorie von einer sogenannten Permanenz der Ozeane führte. Darnach ist die heutige Tiefsee schon seit langen geologischen Perioden Tiefsee gewesen und hat seit ihrer Entstehung ihren Platz auf der Erdoberfläche nicht wesentlich verschoben, noch wird sie das künftig tun.

Wesentlich anderer Natur als die marinen Sedimente sind die Bodenablagerungen in unseren Süßwasserbecken. Da in den Skeletten der Süßwasserplanktonten Kalk sich fast nie vorfindet, stammen auch eventuelle Kalkablagerungen im Süßwasser nie von Limnoplanktonten, sondern lediglich von Bodentieren und -pflanzen, Algen und Mollusken (Kalkmergel). Dagegen geben die absinkenden Planktondiatomeen vielfach Anlaß zur Bildung der Diatomeenerde. In den baltischen Seen scheinen sie überall den Boden zu erreichen, wenn sie absinken, und bilden dann in einzelnen derselben kolossale Kieselsäureablagerungen. In vielen anderen Seen haben sich indessen keine Skelette am Boden nachweisen lassen. Die als „Diatomeenkiesel“ abgelagerten Diatomeen sind unter dem Namen Tripel oder Polierschiefer in der Industrie als Putzmittel und bei der Dynamitfabrikation in Verwendung. Der Untergrund von Berlin besteht z. B. zum Teil aus solchen Lagern von brackischen und Süßwasserdiatomeen.

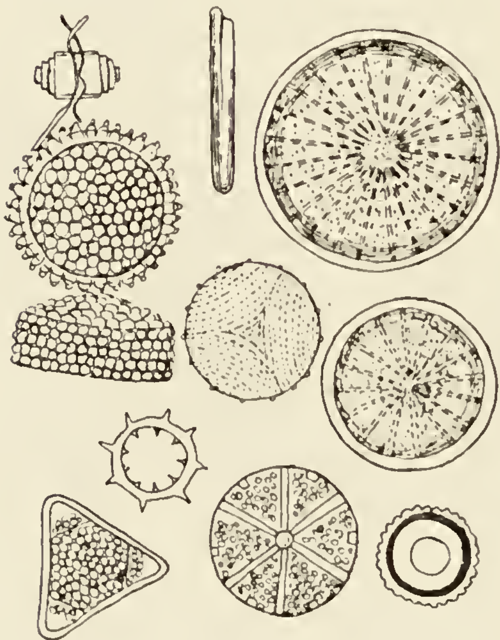


Fig. 273. Diatomeen aus Guano von Afrika (Saldanha-Bay). (Nach Zittel.)

Ebenso ist die bekannte Kieselguhr, jenes schneeweiße, wie feines Mehl sich anfühlende Pulver, welches oft massenhaft in Sümpfen und seichten Seen angetroffen wird, als Poliermittel geschätzt, ja in früheren Zeiten als Substitut des Mehles — gegessen worden. Doch handelt es sich hier wohl größtenteils um Benthosformen. Echte Planktonformen hat man dagegen im Guano (Fig. 273) aufgefunden; es sind das marine Diatomeen, welche durch die Eingeweide der den Guano absetzenden Vögel und vorher durch die Fische und andere Seetiere, von welchen sich diese Vögel nähren, durchgegangen sind, und deren Kenntnis zur Bestimmung der Ursprungsstätte dieses Dungmittels von merkantilischer Wichtigkeit ist.

Eine reine Süßwasserablagerung ist die sogenannte Gytje (Fig. 274). Wir verstehen darunter nach Holmboe eine Erdart der norwegischen Torfmoore, die hauptsächlich aus Abfallsprodukten des Planktons besteht; sie bildet sich am reichlichsten und in ihrer am meisten typischen Form in seichten Seen mit geringem Wasserzufluß und ruhigem Wasser. Exkremente und andere Abfallsprodukte des tierischen Planktons werden nach und nach auf dem Boden abgesetzt; besonders die Crustaceen spielen dabei eine hervorragende Rolle. Kieselpanzer der Diatomeen, Chitinreste der Krebschen, der Insekten usw. machen oft einen großen Teil der Gytje aus.

Die Gytje ist eine weiche, zähe, in nassem Zustande oft gelatinöse Masse von grüngrauer, seltner brauner oder braunroter Farbe; oft ist sie geschichtet (Papiergytje), was von einer regelmäßigen Periodizität während der Ablagerung zu zeugen scheint, die wieder mit der jährlichen Periodizität des Planktons in Beziehung zu bringen wäre.

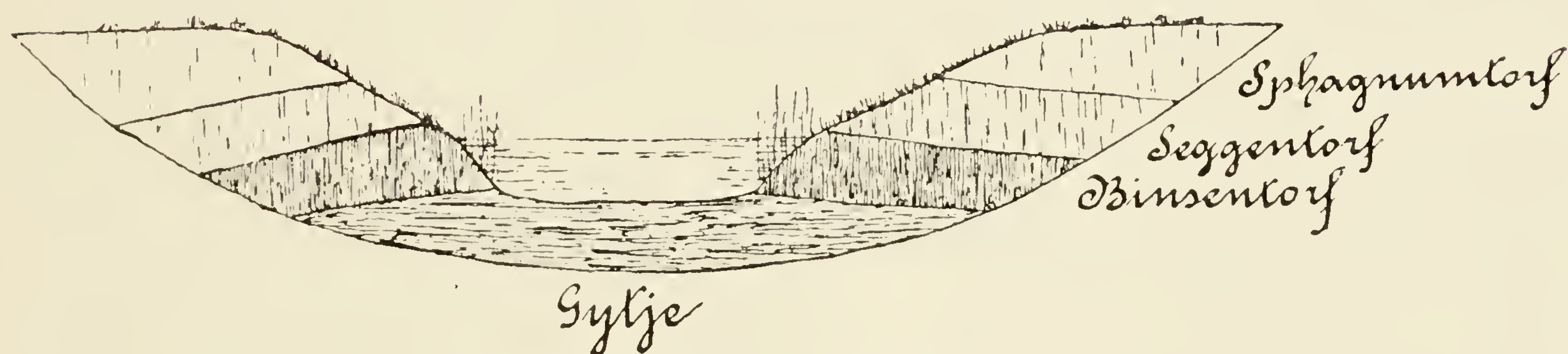


Fig. 274. Lagerung der Gytje in einem See. (Nach Holmboe.)

Nach Wesenberg-Lund können wir folgende Arten von Gytje unterscheiden:

1. Diatomeengytje; die reinste Diatomeengytje stellt die früher schon erwähnte Diatomeenerde oder Kieselguhr dar.

2. Myxophyceengytje, die in fossilem Zustande aber nur schwer zu erkennen ist.

3. Chitingytje.

In den Mooren ist die Gytjeschicht nur wenige cm mächtig, in seltenen Fällen, meist mitten im Becken, bis 3 m tief.

In sehr flachen und warmen Seen erreichen nun aber auch noch die organischen Bestandteile des toten Planktons den Seeboden, wo sie sich als eine grauweiße, flockige, übelriechende Schicht nachweisen lassen, die unter anderen auch die Veranlassung für das Auftreten von Fäulnisgasen ist. All diese Abfallmassen werden nun von Benthostieren, die in ihnen leben, einem von Wesenberg-Lund ausführlicher geschilderten Exkrementierungsprozeß unterworfen, behalten aber immer noch einen ausgeprägt fettigen Charakter; solche Überbleibsel der im Wasser lebenden pflanzlichen und tierischen Orga-

nismen und ihrer Exkremente nennen wir Faulschlamm oder Sapropel. Die Sapropelbestandteile in den Sapropelgesteinen aber werden von Potonié und anderen als die Urmaterialien der Petrolea angesehen.

Die Tatsache, daß es so oft Meeres- oder Brackwasserorganismen sind, die in den Sapropelgesteinen vorkommen oder sie begleiten, weist darauf hin, daß die meisten derselben nur an der Meeresküste entstanden sein können, und zwar offenbar an ruhigen Stellen des Strandes. Einen Fingerzeig in dieser Richtung geben uns die Salinen. Bei der Salzgewinnung werden ja hauptsächlich dreierlei Dinge sortiert: das Wasser, das verdunstet, das darin gelöste Salz, das sich in den Salzbeeten niederschlägt, und überdies die organische Substanz, die sich in den Gräben und Wasserreservoirs ansammelt, die Tonerde pechschwarz färbt und ihr ein teerartiges Aussehen verleiht. Car sprach schon vor längerer Zeit die Vermutung aus, daß ein solches Ansammeln von organischen Substanzen in der Tat dazu führen könne, daß sich aus ihnen innerhalb längerer Zeiträume Petroleum bilde, und daß „hauptsächlich das Plankton des Meeres die hervorragendste Rolle bei der Entstehung von Petroleumlagern spiele." Car stellte ferner fest, daß infolge der raschen Verdunstung starke Strömungen immer neue Mengen von Meerwasser und Plankton in die Lagunen bringen. Die Planktonten aber gehen wegen des zu großen Salzgehaltes schon frühzeitig zugrunde. Sie werden mazeriert, ohne sich infolge der sehr starken Salzkonzentration zu zersetzen. Die Skelette sinken frühzeitig ab und bleiben zurück, und nur die organische Substanz wird vom Wasser weitergetragen und setzt sich in unmittelbarer Landnähe ab. Später können sich dann aus diesen angesammelten organischen Substanzen durch trockene Destillation Kohlenwasserstoffe entwickeln, aus denen das Petroleum besteht.

So wird nun auch das so häufige Zusammenauftreten von Petroleum und Salz verständlich, wo die Muttergesteine der Petrolea, die Sapropelgesteine, hauptsächlich und in größeren Massen gebildet werden (Kaspisee).

Ungleich leichter als beim Erdöl war bei der Kohle der Nachweis organischer Herkunft. Es ist nun für uns von größtem Interesse, daß die feinste englische Kohle (Cannelkohle) auf Dünnschliffen Strukturen zeigt, die den Planktonalgen gleichen. So dürfte es nicht zu gewagt sein, wenn wir annehmen, daß auch diese Kohlen aus Organismen hervorgegangen sind, die im freien Wasser gelebt haben.

Der organische Faulschlamm, die Sapropelgesteine, Erdöl und Cannelkohle würden die einzelnen Etappen einer höchst wechsel-

vollen, für den Haushalt der Natur wie des Menschen höchst bedeutungsvollen Wanderung der organischen Substanz des Planktons bezeichnen.

* * *

Wollen wir nun den gesamten Stoffwechsel, wie er sich im freien Wasser vollzieht, einer genaueren Analyse unterziehen, so haben wir uns zunächst zu vergegenwärtigen, daß der Gehalt des Wassers an organischen Stoffen aus zwei Hauptkomponenten besteht: aus geformten und gelösten Stoffen.

Von den ersteren interessiert uns hier das Plankton, das wir in die für den Stoffwechsel im Wasser bedeutungsvollen Untergruppen zerteilen, die Produzenten (= Phytoplankton) und die Konsumenten (= Zooplankton).

Die nächste Frage wird füglich die sein nach der chemischen Zusammensetzung der wichtigsten Komponenten derselben.

Wegen des hohen Wassergehaltes sind wir natürlich zunächst darauf angewiesen, die Trockensubstanz zu bestimmen, und es zeigt sich da bei den wichtigsten Konsumenten, den Copepoden, folgendes:

Auf 1 gr Trockensubstanz kommen 162000 marine Copepoden od. 50000—124000 Süßwassercopepoden.

Die chemische Analyse von 1 gr Copepoden-Trockensubstanz ergibt nach Brandt:

Eiweiß	59,0
Chitin	4,7
Fett	7,0
Kohlehydrate	20,0
Asche	9,3
	100,0

1 l Seewasser enthielt bei einer Analyse in der Gesamtmenge der Organismen, die in ihm lebten, Kohlenstoff, und zwar:

1. in Form von Eiweiß	0,00129 mg
2. „ „ „ Kohlehydraten und Fetten	0,00255 „
Kohlenstoff im ganzen	0,00384 mg

Die Menge des Stickstoffs in den Organismen betrug 0,00039 mg pro Liter.

Wir haben früher schon das Plankton bezüglich seines Nährwertes, seines Gehaltes an organischer Substanz mit einer Wiese in Vergleich gezogen. Dehnen wir diesen Vergleich nun noch weiter auf

den Chemismus des Planktons oder der einzelnen Planktonorganismen und der Landpflanzen aus, so ergibt sich:

	Eiweiß %	Fett %	Kohlehydrate %	Asche %
Fettweide	20,6	4,5	64,6	10,1
Herbstplankton	20,2—21,8	2,1—3,2	60—68,9	8,5—15,7
Lupine	20,6	2,6	72,0	4,6

Endlich möge die chemische Zusammensetzung der marinen Planktontiere mit der anderer Meerestiere in Vergleich gesetzt werden:

% Trockensubstanz (100°)	Eiweiß %	Chitin %	Fett %	Kohlehydrate %	Asche %
Hering	56,42	—	35,85	—	7,02
Lachs	60,49	—	35,62	—	3,89
Flunder	87,61	—	4,38	—	8,00
Dorsch	91,08	—	1,86	—	7,60
Hummer	79,80	—	10,13	0,16	9,41
Taschenkrebs	78,87	—	7,69	3,75	9,60
Planktoncopepoden	59,00	4,7	7,00	20,00	9,30
Auster	46,80	—	9,50	28,10	16,00
Miesmuschel	54,86	—	7,07	26,00	12,00

Aus dieser Zusammenstellung ersehen wir, daß Eiweiß und Fett der Copepoden, Austern und Miesmuscheln ähnliche Werte zeigt. Freilich wechseln die Werte je nach der Jahreszeit nicht unerheblich.

Dementsprechend wird sich auch die chemische Zusammensetzung der Hauptkonsumenten des Planktons, der Fische, nach Zeit und Ort ändern. Einschneidende Unterschiede bedingt bei letzteren vor allem das Alter insofern, als jüngere, wüchsige Stücke mehr Muskelfleisch, ältere dagegen größere Quantitäten von Fett ansetzen. So steigert sich der Fettgehalt der Heringe von 12,9% in der Jugend bis auf 35,85% im Alter.

Auffallend ist der hohe Fettgehalt der in Dorfteichen gehaltenen Karpfen. Gerade in Dorfteichen ist aber auch die Planktonproduktion, wie wir wissen, am größten. Knauthe bringt diesbezüglich folgende Zahlen; es liefern:

Sehr magere Teiche	150—175 gr	organ.	Substanz	pro	cbm
Magere Teiche	175—200 ,,	,,	,,	,,	,,
Mittlere Teiche	200—250 ,,	,,	,,	,,	,,
Gute, bzw. gedüngte Teiche	300—800 ,,	,,	,,	,,	,,
Sehr gute Teiche	1000—2000 ,,	,,	,,	,,	,,
Dorfteiche	2500—8000 ,,	,,	,,	,,	,,

Durch noch bedeutendere Fettansammlungen sind bekanntlich die Riesen des marinen Pelagials ausgezeichnet, vor allem die Wale. Ihre

Nahrung besteht hauptsächlich aus *Clio borealis*, *Limacina arctica* und *Thysanopoda inermis*.

In der Trockensubstanz der *Limacina* fand Rosenfeld

7,3% Fett und 50,7% Eiweiß,
frisch etwa 0,7% „ „ 5 % „

Das ist jedenfalls ein sehr mageres Futter.

Es ist offenbar der Natur möglich, mit verhältnismäßig fettarmem Futter ungeheuere Fettanhäufungen zu erzielen. Dabei ist nur unerläßlich, daß davon in ausreichendem Überfluß genossen werde. Ebenso kann das fettreichste Futter, wenn es in kleinen Dosen dargereicht wird, keinen Fettansatz erzielen. Im allgemeinen ist eine gewisse Abhängigkeit zwischen Nahrungsfett und Depotfett nicht zu verkennen. Bei den Tieren kann nur die synthetische Bildung des Fettes aus Kohlehydraten der Pflanzen und allenfalls der Tiere in Frage kommen oder die Deposition des Pflanzenfettes. Für die Pflanzen handelt es sich noch um den Aufbau von Fett aus den Grundstoffen. Suchen wir daher nach der ersten Entstehung, nach der Urquelle des Fettes im Meere wie im Süßwasser, so haben wir die Pflanzen des Planktons, vor allem die Diatomeen als diejenigen Organismen zu betrachten, die mit ihrem Fettgehalt von 4,5% das „Urfett“ zu liefern vermögen.

* * *

Wir haben bisher unter den organischen Stoffen, die im Stoffwechsel des Wassers eine Rolle spielen, nur den einen der beiden Hauptkomponenten, die geformten Stoffe, in Betracht gezogen und nach Analogie der Organismen des Geobios als feststehend angenommen, daß auch die Tiere des Hydrobios ihre gesamte Nahrung in letzter Linie der Produktion der Pflanzen verdanken, die wieder die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen „nach dem Gesetz des Minimums“ dem Wasser entnehmen. So glaubten wir einen Gleichgewichtszustand annehmen zu dürfen, „in dem die Summe aller Prozesse, die in entgegengesetztem Sinne verlaufen, etwa gleich Null wird oder doch nur sehr wenig, und zwar periodisch wechselnd, bald positiv, bald negativ ist.“

Die Frage nun, wodurch die Planktonproduktion beschränkt ist, warum vor allem die warmen Meere planktonärmer sind als die kalten, versuchte zuerst Brandt auf Grund seiner früher besprochenen Lehre von der Bedeutung der im Minimum im Wasser vorhandenen notwendigen Stoffe sowie seiner „Stickstoffbakterienhypothese“ zu lösen.

Wir haben sodann gehört, daß Nathansohn zur Lösung des Problems einen ganz anderen Weg einschlug: für ihn sind die Wasserbewegungen für die Produktion des Phytoplanktons von größter Bedeutung. „Die Meeresgebiete und die Jahreszeiten mit intensiver Wassermischung sind die planktonreichen, die übrigen sind mehr oder weniger planktonarm; wir finden überall da intensives Pflanzen- und folglich auch Tierleben an der Oberfläche des Meeres, wo Zufluß von Wassermassen stattfindet, die dem Phytoplankton nicht oder nicht unmittelbar vorher zur Nahrung gedient haben. Die Wassermassen können ebenso von der Küste herstammen als auch aus der Tiefe, wo sie dem Lichte entzogen waren und infolgedessen keine Pflanzensubstanz produzieren konnten. Bewegt sich das Wasser aber einige Zeit an der Oberfläche, so wird es verhältnismäßig rasch pflanzenarm, und zwar weniger durch Erschöpfung der Nährstoffe als infolge herabgesetzter Produktionsgeschwindigkeit, die der intensiven Zerstörung der Pflanzensubstanz nicht das Gleichgewicht halten kann.“

Die Ideen, die Pütter kürzlich bezüglich des Stoffwechsels im Meere darlegte, mögen nun noch kurz zur Sprache kommen.

Pütter findet es auffallend, daß bei nicht wenigen Tieren des Planktons sowohl wie des Meeresgrundes nur selten und dann spärliche Nahrungsreste im Magen aufgefunden wurden.

Gewichtiger sind die Angaben Pütters, daß viele Planktonzehrer, wären sie lediglich auf geformte Nahrung angewiesen, ihren Nahrungsbedarf aus dem umgebenden Wasser gar nicht decken könnten. *Suberites domuncula*, ein Schwamm von ca. 60 ccm Volumen, müßte in einer Stunde 242 Liter Meerwasser, d. i. das 40000fache seines eigenen Volumens, aller Planktonorganismen berauben, wenn er daraus allein seinen Nahrungsbedarf decken wollte.

Die Entdeckung der erstaunlichen Kohlenstoffmengen, die gelöst im Meere vorhanden sind, und durch Meisingers Kohlenstoffbestimmung auf nassem Wege der Untersuchung zugänglich wurden, führt zur Frage nach der Herkunft der gelösten organischen Stoffe im Meere. Pütter beantwortet die Frage dahin: die gelösten Kohlenstoffverbindungen des Meeres sind die Produkte des Betriebsstoffwechsels der Meeresorganismen, speziell der Algen und Bakterien.

Pütter kommt zu dem Resultate, daß das Meer für sehr viele Tiere eine Nährlösung darstellt, aus deren unerschöpflichem Reservoir sie beständig ihre Nahrung entnehmen — genau so wie die Pflanzen, ähnlich wie die tierischen Parasiten, die sich von den Körperflüssigkeiten ihrer Wirte ernähren. Daß nun tatsächlich Zooplanktonten auch ohne jede geformte Nahrung in einer Nährlösung zu leben ver-

mögen, hat schon im Jahre 1901 Knörrich experimentell an Daphniden festzustellen versucht.

In seiner letzten Arbeit endlich dehnt Pütter seine Untersuchungen auch auf Fische aus, die in Nährlösungen gehalten wurden, und weist nach, daß z. B. Stint, Finte und Karpfen unmöglich ihren Nahrungsbedarf mit geformter Nahrung decken können.

Diese Ergebnisse schließen natürlich die Aufnahme geformter Nahrung nicht aus; wahrscheinlich werden gewisse, lebenswichtige Stoffe in hoher Konzentration oder in bestimmter Bindung den Tieren mit der geformten Nahrung zugeführt.

Wir haben uns bemüht, die bisher über Planktonproduktion und den gesamten Stoffwechsel im freien Wasser vorgebrachten Ansichten möglichst unparteiisch vorzutragen.

Hensen gebührt das Verdienst, die erörterten Fragen als erster aufgeworfen und zu ihrer Lösung das erste brauchbare Material geliefert zu haben; Brandt verdanken wir die ersten biologisch-chemischen Untersuchungen über die Produktionsbedingungen des Planktons. Die Beobachtungen von Gran, Knauthe, Nathansohn, Pütter und Vernon u. v. a. haben unsere Anschauungen über den Stoffwechsel im Meere und Süßwasser wesentlich modifiziert und vertieft. Manche dieser Arbeiten sind erst während der Abfassung des Buches erschienen und wohl nur als vorläufige Mitteilungen zu betrachten. Ein vielversprechender Anfang ist damit gemacht, und wir dürfen hoffen, daß die Untersuchungsergebnisse der nächsten Zeit nicht nur von hohem wissenschaftlichen Interesse, sondern auch von bedeutendem praktischen Werte sein werden.

Kapitel X.

Die Bedeutung des Planktons für den Menschen.

Der egoistische, kleine „Herr der Welt“ möchte die übrigen Organismen der Erde gerne in zwei scharf geschiedene Kategorien untergebracht wissen, in die ihm nützlichen und ihm schädlichen Tiere und Pflanzen. So leicht und selbstverständlich diese Einteilung dem Laien scheint, so schwer fällt die Entscheidung im einzelnen Falle dem Fachmann. Daß in der Lebensgemeinde des Planktons der Nutzen den Schaden bei weitem überwiegt, steht wohl außer Zweifel.

Wir beginnen mit dem „schädlichen Plankton“. — Das Sündenregister ist klein genug.

Von der gefährlichen oder doch zum mindesten unangenehmen Wirkung der Nesselkapseln einiger Quallen haben wir schon früher das Nötige erzählt. Auch sonst können Quallen noch unangenehm werden, wenn sie als „monotones Plankton“ auftreten. So berichtet Seurat, daß in der Südsee (Tua motu, Tahiti) während der heißen Jahreszeit die Perlenfischerei unmöglich wird wegen der Anwesenheit einer unermeßlichen Zahl von kleinen, braunen, stark nesselnden Medusen (*Nausithoë*), die das Meerwasser streckenweise so undurchsichtig machen, daß es nicht gelingt, bis auf den Boden des Meeres zu sehen.

Einige Meeresbakterien und speziell Leuchtbakterien sind nach Fischer pathogen: Meerschweinchen und Mäuse, denen größere Mengen der auf Seewasseragar gezüchteten Bakterien in die Bauchhöhle eingespritzt wurden, gingen oft schon nach wenigen Stunden, meist aber noch vor Ablauf von 24 Stunden zugrunde. Für den Menschen kommen jedenfalls die planktonischen Krankheitserreger nur selten in Betracht.

Geradezu verhängnisvoll kann bisweilen reichliches monotones Plankton der Fischerei werden.

Mare sporco (schmutziges Meer), onto oder ontisso de mar (Meerschmiere), auch kurzweg „la malattia del mar“ (Meererkrankung) nennen die italienischen Fischer der nördlichen Adria ein eigenartiges Phänomen, das man zu deutsch am besten als „Verschleimung des Meerwassers“ bezeichnen könnte.

Der Verlauf der Meereserkrankung ist etwa dieser.

Zunächst sieht man, namentlich im Gebiete der Flachküste (speziell an der Isonzo- und Timavomündung) am Meeresspiegel dünne, aus durchsichtigem Schleim bestehende Häutchen flottieren, welche relativ noch wenige Gasblasen enthalten. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß diese ein oder mehrere qdm großen Häutchen aus einer hyalinen, wenig zähen Substanz bestehen, in welche zahlreiche Peridineen, hauptsächlich *Gonyaulax-* und *Peridinium-*Arten eingelagert sind. In manchen Fällen führen sie in der Gallerte noch langsame Schwimmbewegungen aus, meist aber befinden sie sich bereits in encystiertem Zustande.

Bei bewegter See werden die Gallerthäutchen zu feinen Flocken zerteilt, bei glatter See sammeln sie sich wieder in großer Menge, namentlich in Stromstillen, und zeigen nun unter dem Mikroskope neben den erwähnten Peridineen und Cysten noch zahlreiche Phytoplanktonten, vor allem die bekannte, schleimbewohnende Diatomacee *Nitzschia closterium.* In dem Schleim haben sich auch Coccolithophoriden und Eutreptien verfangen.

Nun beginnt der Schleim in Form von wolkenartigen Ballen oder langen, im einfallenden Lichte weiß erscheinenden Schleimsträngen bis in 4—6 m Tiefe abzusinken. Cori fand als Inhaltskörper des Schleimes in diesem Stadium „oft vollständige Reinkulturen von Diatomeen"; ich vermute, daß es sich wieder hauptsächlich um die schon erwähnte *Nitzschia-*Art handelt. Die jetzt zahlreichen, großen Gasblasen, welchen die Schleimstränge ihre Schwebefähigkeit verdanken, hielten schon Castracane und De Toni für Sauerstoffblasen, das Assimilationsprodukt der erwähnten Diatomeen. Inzwischen haben sich noch viele andere Planktonten (Sagitten, Crustaceen, Molluskenlarven, selbst Jungfische) in den Schleimmassen gefangen, und der Schleim selbst ist nun in seinem Vorkommen nicht allein auf das Flachwasser der Küste beschränkt, sondern beginnt sich im ganzen Golf auszubreiten. Die rapide Vermehrung der Diatomeen verursacht eine gelbe Verfärbung des Schleimes und die durch die stärkere Assimilation der Algen gesteigerte Gasblasenbildung ein Aufsteigen der Schleimmassen an die Meeresoberfläche.

Wind und Seegang lösen die Schleimmassen nun neuerdings in Flocken auf, die Gasblasen platzen, der Schleim büßt damit seine Schwebefähigkeit ein und sinkt langsam zu Boden. Hier mischt er sich mit Schlamm und den in ihm eingebetteten Tierresten und geht allmählich in Verwesung über. Das Ende der „Meererkrankung" scheint gewöhnlich mit dem Eintritt kühlerer Witterung nach starkem Gewitterregen zusammenzufallen.

Da das Auftreten des Meerschleimes gerade mit der Hauptsaison des Fischfanges — „viazo del pesce“ der Chioggioten zusammenfällt, ist es für die armen Fischer geradezu von katastrophaler Bedeutung, eine wahre Geißel der Fischerei, „un vero flagello per la pesca“, wie sich Forti treffend ausdrückt. Den Sardinenfischern verklebt der Schleim die Maschen ihrer Schwebenetze. Sinkt der Schleim zu Boden, so macht er auch die Grundnetzfischerei unmöglich, indem jeder Netzzug statt der erhofften Fische lediglich riesige Mengen des grauen Schleimes zutage fördert.

Im Jahre 1903 bezeichnete ich eine Peridinee vom Aussehen eines *Gonyaulax* als den Erreger des Schleimes, und meine Angaben wurden alsbald von Cori bestätigt. Forti hingegen möchte im Anschlusse an die alten Beobachtungen von Syrski, Castracane und de Toni eher an abnorme Diatomeenwucherungen denken oder doch neben den Diatomeen erst in zweiter Linie die Peridineen für die Schleimbildung verantwortlich machen.

Wie haben wir uns nun die Entstehung des „mare sporco“ vorzustellen? In seichten Meeren — und ein solches ist ja die nördliche Adria — kommt es nicht selten zur enormen Entwicklung eines Planktonten — zur Bildung des sogenannten „monotonen Planktons“. Ebenso häufig kommt es in seichten Meeren zu einer abnorm starken Aussüßung des Wassers im Sommer, wenn die dem Meere zuströmenden Flüsse allzureichlich Schmelzwasser aus den Bergen abführen. Infolge der Aussüßung stirbt nun ein Teil des Golfplanktons alsbald ab, ein Teil aber sucht sich durch intensive Abscheidung von Schleim und Gallerthüllen vor den schädigenden Einflüssen des ausgesüßten Wassers zu schützen; das sind hauptsächlich die Peridineen. Erst sekundär siedeln sich in dem Schleim neritische Diatomeen an und vermehren sich in ihm wie in einer Reinkultur. Das Phänomen der Meerverschleimung bleibt auf die Küstenregion beschränkt. Aus den gesamten vorliegenden Angaben glaube ich den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Ausbreitung des Meerschleimes nach Süden zu ungefähr von der 50 m Linie begrenzt wird.

Über das Auftreten eines die Fischerei schädigenden Schleimes in den nordischen Meeren verdanken wir Wille wertvolle Angaben, aus denen zu entnehmen ist, daß es sich hier ausschließlich um Wucherungen einer Schizophycee, *Nodularia spumigena* (Fig. 275) handelt.

Bezüglich des Auftretens eines ähnlichen „mare sporco“ in außereuropäischen Meeren möchte ich zunächst auf die Beobachtung Nishikawas an japanischen Küsten des Pazifik hinweisen.

Im September des Jahres 1899 wurde in der Bai von Toba in Japan ein eigenartig mißfarbiges Wasser beobachtet, das ein großes Fischsterben zur Folge hatte. Um dieselbe Zeit des folgenden Jahres bemerkten die Fischer in der im südlichen Teile der Provinz Shima gelegenen Bai von Agu Streifen und Flecken eines gelbbraunen, unangenehm riechenden Wassers. In früheren Jahren hatte dieses „akashiwo“ (rote Flut) genannte Wasser in den Perlmuschel-Kulturen großen Schaden verursacht, diesmal reinigte ein heftiger Sturm gegen Ende September das Golfwasser gründlich, bevor erheblicher Schaden angerichtet worden war. Westlich von der Masaki-Insel konnte Nishikawa in 3—4 Faden Tiefe unregelmäßig geformte Wolken dieses gefärbten Wassers beobachten; die mikroskopische Untersuchung ergab als Ursache der Verfärbung das massenhafte Vorkommen einer Peridinee, *Gonyaulax polygramma*, die im Dunkeln lebhaft leuchtete (Fig. 276).

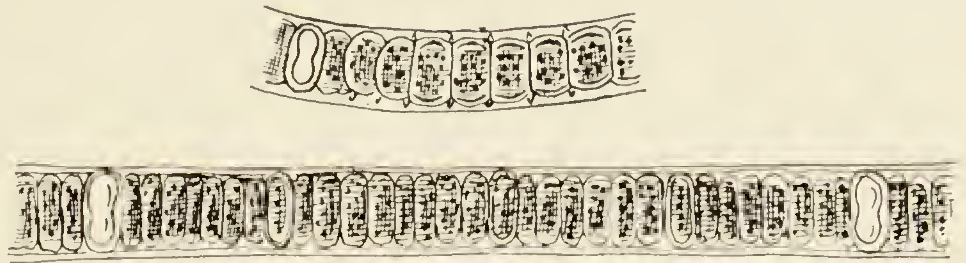


Fig. 275. *Nodularia spumigena Mertens.* (Nach Bornet und Thuret aus Wille.)

Sowie im Meere sind es auch im Süßwasser fast ausschließlich als „monotones Plankton“ auftretende Formen, die bisweilen schädlich werden können.

Die älteste Angabe über verfärbtes, schädliches Wasser finden wir wohl bei Moses (2. Buch 7. Kap.): „Alles Wasser im Strom (Nil) ward in Blut verwandelt, und die Fische im Strom starben usw. Das währte 7 Tage lang.“

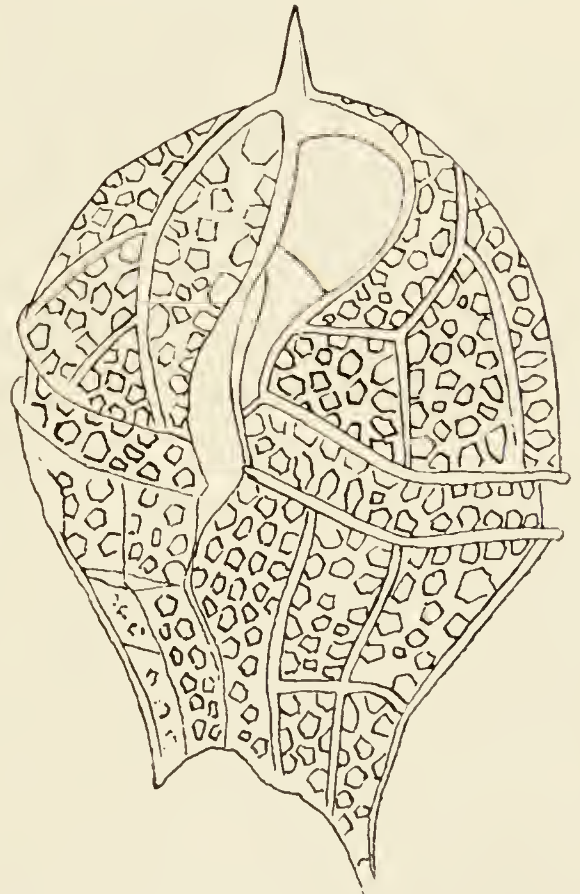


Fig. 276. *Gonyaulax polygramma Stein.* (Nach Okamura.)

Gegenwärtig scheint nur eine grüne Verfärbung des Nilwassers eine schädliche Wucherung des Phytoplanktons anzuzeigen. „Alljährlich, in der letzten Juniwoche, kann man in Kairo eine tiefgrüne Färbung des Nil beobachten. — Der „grüne Nil“ ist für seine Nachbarschaft ein Grund schwerer Verlegenheit, denn sein sonst genießbares Wasser verbreitet dann einen wenig angenehmen Geruch, der von faulenden organischen Stoffen herrührt, die sich unter dem Einfluß der Julihitze zersetzen“ (Hettner nach Klunzinger).

George Francis erwähnt (nach Wille) ein massenhaftes Vorkommen der uns schon bekannten *Nodularia spumigena* (Fig. 275) auf der Oberfläche derjenigen Seen, welche die Mündung des Flusses Murray in Australien bilden, und es wird angegeben, daß sowohl die frischen wie die verwesten Algen so starke Vergiftungserscheinungen bei dem Vieh, welches dieselben beim Trinken verschluckte, hervorrufen, daß dieses nach wenigen Stunden zu verenden pflegt.

Die *Oscillatoria rubescens* (Fig. 30, S. 52), von der erzählt wird, daß sie im Zürichsee erst seit etwa zehn Jahren epidemisch auftritt, beginnt dort der Fischerei schädlich zu werden. Stellenweise ist der Seegrund dicht von ihr überzogen. Da die Fäden bei starker Wucherung sich eng aneinanderlegen und sich dabei zu zierlichen, gewebeähnlichen Schichten verflechten, verschlammen sie den am Boden liegenden Fischlaich so vollständig, daß die Eier nicht zum Ausschlüpfen gelangen oder die Brut infolge von Kiemenverstopfung rasch durch Ersticken zugrunde geht. Am schwersten hat unter diesem Übel der Hecht zu leiden, denn seine Laichzeit fällt gerade in die Zeit des Produktionsmaximums der genannten Alge.



Fig. 277. *Clathrocystis aeruginosa* (*Kütz.*) *Henfr.* (Nach Kirchner aus Wille.)

Clathrocystis (Fig. 277) und andere eine Wasserblüte bildende Planktonten wurden früher vielfach als für Fische schädlich bezeichnet, so von Kafka. Strodtmann dagegen behauptet, daß diese Schädigung nur eine indirekte sei. Zunächst ist zu beachten, daß manche Algen noch in einem Wasser gut gedeihen, das zur Existenz von Fischen ganz untauglich ist. Es ist ganz gut möglich, daß in einen Fischteich durch irgendeinen Zufall faulende Substanzen hineingelangen; das Wachstum der erwähnten Algen wird dadurch eher gefördert als gehemmt, dagegen wird der Fischbestand stark geschädigt, und ein allgemeines Sterben kann leicht die Folge sein.

Der Schaden also, den die Wasserblüte anrichtet, ist nur ein indirekter, und auch das nur unter besonderen Bedingungen. Dem gegenüber steht der Nutzen, den sie dadurch gewährt, daß sie manchen Tieren, wie wir früher erwähnten, zur Nahrung dient.

In unseren Ausführungen über den Nutzen des Planktons können wir uns um so kürzer fassen, als wir ja zu wiederholten Malen Gelegenheit hatten, auf die hohe Bedeutung des Planktons speziell für die Fischerei hinzuweisen. Wenig bekannt dürfte es aber sein, daß

das Haliplankton selbst oder doch einige seiner Vertreter auch direkt als Speise verwendet werden können.

Kishinouye berichtet z. B. von zwei Medusen (*Rhopilema esculenta* [Fig. 278] und *verrucosa*), die in China und Japan gegessen werden, und zwar kommen hauptsächlich die größeren Exemplare, weniger als substantielle Nahrung denn als Beilage, etwa wie bei uns die Salzgurken, auf den Tisch. Auch auf den Samoa-Inseln werden nach Krämer die Quallen (ålŭ ålŭ) von den Eingeborenen nicht verschmäht.

Daß Planktoncopepoden, wo sie in größerer Menge vorkommen, recht gut eßbar seien, wird mehrfach angegeben, so von Herdman. Der Fürst von Monaco versichert, daß diese Copepoden, in Butter gebraten, recht gute Planktonpastetchen abgeben, und empfiehlt auch für die Ernährung von Schiffbrüchigen auf hoher See u. a. das Einsammeln der freien pelagischen Fauna.

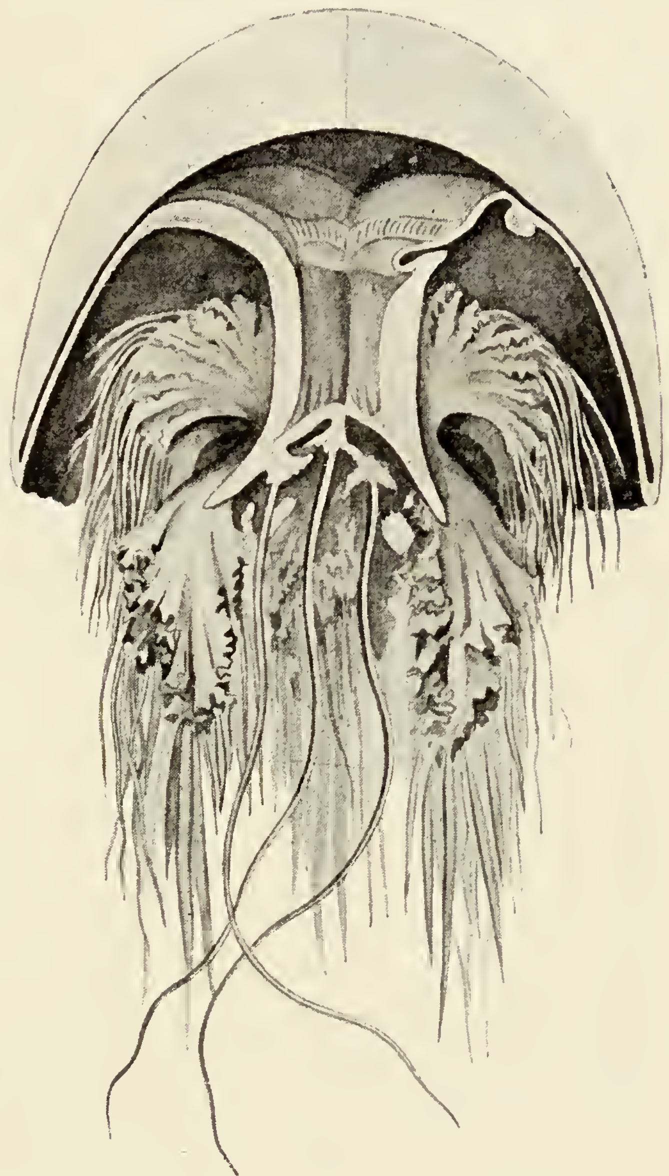


Fig. 278. *Rhopilema esculenta.* (Nach Kishinouye.)

Ungleich bedeutender ist jedenfalls der indirekte Nutzen des Planktons. Wir haben gehört, daß eine große Anzahl unserer wertvollsten Nutzfische in der Jugend planktonisch lebt, und daß sowohl diese Fischlarven des Planktons als auch alle im freien Wasser lebenden Fische in der Hauptsache von Plankton leben, das jedenfalls ihre natürliche und bekömmlichste Nahrung vorstellt. Daraus ergibt sich der Parallelismus zwischen Planktonreichtum und reichem Fischfang, wie ihn z. B. Bullen bezüglich der Makrelenfischerei am englischen Kanal feststellen konnte. Je mehr Zooplanktonnahrung vorhanden ist, um so mehr Fische stellen sich ein: die betreffenden Werte sind z. B. für das Jahr 1903 niedrig, 1904 höher, 1905 hoch, 1906 sehr niedrig, 1907 wieder hoch.

In genau entgegengesetztem Sinne schwankt die Menge an Phytoplankton auf und ab.

Je lauter in den Fachblättern die unterschiedlichsten künstlichen Futtermittel angepriesen werden, um so eindringlicher wird den Fisch-

zuchtanstalten die Fütterung mit „Plankton“ (allerdings in dem in Fischerkreisen gebräuchlichen weitesten Sinne) empfohlen. Schwierig ist nur bisweilen die Beschaffung eines geeigneten Naturfutters in genügender Menge.

Der Forellenzüchter legt sich kleine „Crustaceentümpel“ an, in denen hauptsächlich Cladoceren gezüchtet werden. Für marine Zuchtanstalten wird als erstes Futter für die eben ausgeschlüpften Fischlarven die kleine Alge *Dunaliella* empfohlen.

Von größter Bedeutung ist ein üppiges Planktonleben für eine rationelle Teichwirtschaft. Wegen der vielfachen innigen Beziehungen, die zwischen dem Limnoplankton und der vadalen Organismenwelt bestehen, werden wir mit Walter das Limnoplankton geradezu als einen Indikator für den Gehalt eines Wassers an Nährstoffen überhaupt verwenden können. So wertvoll auch das Limnoplankton unter Umständen als Fischnahrung unzweifelhaft ist, darf doch nicht geleugnet werden, daß die Ufer- und Grundfauna vielfach eine viel gesuchtere und nahrhaftere Kost für nicht wenige unter den Nutzfischen des Süßwassers darstellt. Ich möchte daher auch bei dieser Gelegenheit die Mahnung nicht unterdrücken, über dem Studium des heute bei den „modernen“ Biologen so beliebten Planktons das Leben am Ufer und am Grunde unserer Teiche und Seen nicht zu vernachlässigen.

Walter nimmt an, daß die Planktonmenge pro cbm des freien Wassers in einem konstanten Verhältnis zur Menge der Uferfauna in Karpfenteichen steht. „Die absoluten Mengen beider Bestandteile können dabei beliebigen Schwankungen ausgesetzt sein. Die absolute Menge des Planktons steht im geraden Verhältnis zur Größe der freien Wasserfläche, die absolute Menge der Uferfauna im umgekehrten Verhältnisse zur freien Wasserfläche.“

Nach Walter kommt das Plankton für den Teichwirt hauptsächlich bei den folgenden zwei Fragen in Betracht:

1. bei der Nahrungsuntersuchung des Fischteiches. Sie bezweckt Feststellung der zu einem gegebenen Zeitpunkt vorhandenen Fischnahrung im Verhältnis zum Nahrungsbedürfnis des Fischbestandes;

2. bei der Bonitierung suchen wir einen Ausdruck, einen Maßstab für die vergleichende Produktivitätsbestimmung der Gewässer, den wir mit Hilfe wissenschaftlich exakter Methoden in Zahl und Maß ausdrücken können. Wir wollen damit keineswegs feststellen, ob ein Gewässer zurzeit noch genügende Nahrung für den Fischbestand enthält oder nicht, sondern nachweisen, in welche natürliche Produk-

tivitätsklasse das Gewässer zu rechnen ist. Die in einem gegebenen Zeitpunkte vorhandene Nahrung besagt an und für sich noch nichts über die Produktivität im allgemeinen, da erstere nach Jahreszeit, Witterung und Höhe des Fischbestandes verschieden sein kann. Bei der Bonitierung müssen wir somit einen Ausdruck für den Jahresdurchschnitt auffinden. Diese Summen oder Durchschnitte lassen sich nun zueinander in Beziehung setzen und liefern einen vergleichenden oder relativen Ausdruck für die Produktivität verschiedener Gewässer.

Nach diesen Gesichtspunkten unterscheidet nun Walter:

1. Teiche von geringer oder sehr schwacher Produktivität, die einen Gehalt an tierischem Plankton bis zu 5 ccm pro cbm besitzen;
2. Teiche von mittlerer Produktivität mit einem solchen von 5—15 ccm pro cbm;
3. Teiche von guter und sehr guter Produktion mit einem Planktongehalt von 15—50 ccm pro cbm.

Für arme Gewässer sind in qualitativer Hinsicht charakteristisch viel Rotatorien und Cyclopiden, wenig Cladoceren, für reiche Gewässer dagegen viel Cladoceren.

Die große Fruchtbarkeit der Dorfteiche beruht auf ihrer reichlichen Düngung, die sie durch Einlassen von Jauche, Eintrieb von Vieh und dergleichen erfahren. Will nun die Teichwirtschaft ihr höchstes Ziel, eine möglichste Steigerung des Nährwertes der Fischwässer und damit einen möglichst hohen Ertrag an Fischfleisch erreichen, so muß fleißig gedüngt werden. Ein biologisches Verfahren zur Ermittlung des zeitweiligen Düngerbedarfes ist die „Becherglasmethode“ von Zuntz und Knauthe. Sie wird in der Weise ausgeführt, daß man ein größeres Quantum des zu prüfenden Wassers durch ein Papierfilter filtriert und davon Mengen von je $^1/_2$ l in gut gereinigte paraffinierte Glaskolben von etwa $^3/_4$ l Inhalt verteilt. Während nun einige derselben als Kontrollversuche keinen weiteren Zusatz erhalten, werden die anderen mit genau bekannten Mengen der auf ihre Wirksamkeit zu prüfenden Stoffe versetzt. Man wird hierbei so ziemlich alle praktisch in Betracht kommenden Möglichkeiten erschöpfen, wenn man von den Säuren die Schwefel-, Phosphor-, Salpetersäure und das Chlor, von den Basen Natron, Kali, Ammoniak, Kalk, Magnesia, Eisenoxydul in Betracht zieht. Daraus werden nun 10 Stammlösungen hergestellt und mit diesen sowie mit Jauche, Strohinfus usw. die Wasserproben in bestimmten Prozenten versetzt, hierauf mit einer Planktonalge (*Protococcus* oder einer anderen einzelligen

Grünalge) geimpft und an einem warmen, hellen Ort aufgestellt. Schon nach 2 oder 3 Tagen wird man aus dem mehrminder üppigen Ergrünen in dieser oder jener Probe schließen können, an welchen Substanzen es dem Teichwasser gefehlt hat. Nun setzt man in jede der Proben einige Infusorien, Rotatorien, Cyclopiden und Daphnien, um den Einfluß der zugesetzten Stoffe auch auf deren Entwicklung zu ermitteln. Nach dieser hier nur im Prinzip erläuterten Methode wird es leicht, von den in den Wasserproben ermittelten Zahlen auf den Düngerbedarf des ganzen Teiches zu schließen.

Die Waltersche Bonitierung stellt somit die jeweilige Bonitätsstufe, die Zuntzsche Becherglasmethode liefert die Erklärung resp. die Mittel zur Erreichung einer höheren Bonitätsstufe.

Neben der Düngung übt nach Walter auch die Fütterung der Fische mit Surrogaten indirekt eine Nebenwirkung auf die Entwicklung der Kleinfauna aus: während in Teichen, in denen nicht gefüttert und gedüngt worden war, kaum 1 ccm Plankton pro cbm Wasser gemessen wurde, zeigten jene Versuchsteiche, in welchen gefüttert worden war, des öfteren 50, ja auf den Futterplätzen 100 bis (einmal) 250 ccm tierisches Plankton pro cbm Wasser.

Neben der Düngung, der von den Praktikern vielfach vor der Fischfütterung mit allerhand Surrogaten der Vorzug gegeben wird, kommt noch ein zeitweiliges Trockenlegen der Teiche (Dubisch-Verfahren) im Winter oder während einiger Sommermonate zur Erhöhung der Produktivität wesentlich in Betracht. Die Entwicklung der natürlichen Fischnahrung scheint dadurch dauernd nicht nur nicht geschädigt, sondern geradezu gefördert zu werden.

Schließlich haben wir an dieser Stelle auch noch der Bedeutung des Planktons für die Selbstreinigung des Wassers zu gedenken. Wenn dieselbe auch nach Hofer zunächst eine Funktion des Bodens ist, spielt doch namentlich in stehenden Gewässern die Planktonwelt bei der Zersetzung der organischen Substanzen eine ihrer Masse entsprechende, nicht unbedeutende Rolle.

So wie ein See den ihn durchströmenden Fluß, vermögen auch Talsperren das durchfließende Wasser zu reinigen; hier wie dort sind die Planktonten in hohem Grade an der Reinigung beteiligt, und zwar besonders die grünen Algen, indem durch ihre O-Entbindung beim Assimilationsgeschäfte die organischen Substanzen einerseits oxydiert, andererseits von ihnen direkt aufgenommen werden (Cronheim, Kolkwitz, Marsson, Metz, Schorler, Strohmeyer usw.). Es erscheinen aber, wie wir früher gezeigt, die Grünalgen zumeist erst im Sommer in großen Mengen, wo schon die Lichtstrahlen allein wegen

der erlangten Intensität ihre bakterientötende und somit säubernde Wirkung im Flußwasser geltend machen können. Im Vorfrühling sind es nach Ruttner und Richter hauptsächlich Diatomeen (*Synedra*), die bei ihrer Massenentwicklung zu dieser Zeit durch die Entbindung von O sowie durch Assimilation organisch gebundenen Stickstoffs zur Wasserreinigung ihr Teil beitragen.

* * *

Auch die marine Planktonforschung ist gegenwärtig so weit vorgeschritten, daß sie daran gehen kann, ihre Resultate der Praxis dienstbar zu machen.

Unzweifelhaft wäre es ja am rationellsten, dem Meere jährlich so viel an nutzbaren Produkten zu entnehmen, als unter natürlichen Verhältnissen nachwächst. Es ist sowohl von Schaden, zuviel zu fischen wie zuwenig. Man muß somit einen Maßstab dafür gewinnen, wie weit die Fischerei ohne Schädigung nach der einen oder der anderen Richtung getrieben werden darf.

Nach Brandt liefert nun 1 ha Nordsee

9—13,6 kg Fischfleisch im Werte von 1,8—2,70 M;

nach Ehrenbaum:

15,3 kg „ „ „ „ 2,87 „ .

Nach Berechnungen des letztgenannten Autors werden der Nordsee jährlich ca. 17,5 Millionen Zentner (= 875 Millionen kg) an nutzbaren Produkten entnommen, was einer Stickstoffentnahme von ca. 16 Millionen kg gleichkommt. Der Ertrag der Nordsee beziffert sich „nicht auf weniger als 150 und nicht auf mehr als 180 Millionen Mark".

Diese Werte sind nun freilich auffallend gering. Man darf sie aber nicht unmittelbar mit den Erträgen abfischbarer Teiche in Parallele bringen. Nur bei den letzteren sind Fangertrag und Fleischproduktion gleich. Wenn etwa die Nordseefischer „alles fingen, was an nutzbaren Produkten jährlich zuwächst, so würde die Nordsee unter Zugrundelegung des Geldwertes nur höchstens ein Drittel von dem einbringen, was die allerschlechtesten Teiche pro Flächeneinheit liefern".

Die wirkliche Produktion der Nordsee ist uns jedenfalls noch vollkommen unbekannt. Um den Bestand der Nordsee an Nutzfischen kennen zu lernen, hatte Hensen den Versuch gemacht, die Quantität der jährlich abgelaichten planktonischen Eier festzustellen. Aus der so gewonnenen Kenntnis von der Verteilung der Eier im Wasser kann man praktisch wichtige Aufschlüsse über Lage und Ausdehnung der Laichplätze, über die besonders bevorzugten Aufenthaltsorte der laichenden

Fische, über die Wanderungen der heranwachsenden Fischbrut u. dgl. erlangen. Dazu ist es notwendig, während der ganzen Laichperiode in gewissen Zeitintervallen Untersuchungsfahrten auszuführen. Von jeder Stichprobe müssen die Eier und Larven nach Art und Entwicklungsstadium bestimmt und zugleich gezählt werden. Daraus ergibt sich erst eine annähernd richtige Vorstellung von der wirklich vorhandenen Menge von Eiern der in Betracht kommenden Fischarten. Sodann kann man durch quantitative Untersuchungen der einzelnen Entwicklungsstadien auch Anhaltspunkte für den Grad der Zehrung gewinnen, vorausgesetzt, daß man die Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien festgestellt hat. Die jüngsten Stadien sind natürlich die zahlreichsten. Stellt man also fest, wieviel ganz junge, eben abgelegte Eier während der ganzen Laichperiode in einem bestimmten Gebiete vorhanden sind, so kann man auch berechnen, wieviel laichreife Fische im Minimum auf dem betreffenden Laichplatz vorhanden sind.

Neben der überhaupt im Meere vorhandenen Menge der Nutztiere, der Art und dem Tempo ihrer Fortpflanzung suchte man noch die ihnen zur Verfügung stehenden Nahrungsmengen quantitativ festzustellen. Alle Nutztiere des Wassers mit Einschluß der Fische können sich nur nach Maßgabe der von den Pflanzen erzeugten organischen Substanz entwickeln, „und da überhaupt nur die Pflanzen organische Substanz erzeugen, so kann man auch die wirkliche Produktion, wie auf dem Lande durch Messung z. B. des Gras- und Heuertrages, so auch im Wasser durch Ermittlung des jährlichen Ertrages an Pflanzensubstanz feststellen“.

Die Produktionsverhältnisse der benthonischen Flora sind uns gegenwärtig noch unbekannt. Auch im Meer muß uns das Plankton über die vorhandenen Nahrungsmengen Aufschluß geben, wenn wir die Vermehrung und Zehrung dieser Urnahrung zahlenmäßig feststellen.

Während deutsche Gründlichkeit diese umständlichen, mühseligen Wege eingeschlagen hat, um erst den großartigen Organismus „Ozean“ bis ins Detail kennen zu lernen, bevor eine rationelle Auswertung in Angriff genommen wird, hat der gesunde Geschäftssinn die Amerikaner jedenfalls mit weniger Aufwand an Zeit und Gelehrtenarbeit auf einen direkten Weg verwiesen, die marine Biologie in den Dienst der Praxis zu stellen. Konnte eine Verarmung an Nutzfischen infolge von Überfischung als feststehend angenommen werden, so war das Nächstliegende, durch künstliche Mittel den Fischbestand wieder zu heben.

Für die moderne Technik, die mit Telegraph und Eildampfer die Ozeane beherrscht, ist wie für die Thalassographie unserer Tage

die Hyperbel vom „unermeßlichen Ozean" längst zu einer abgeschmackten Kathederphrase geworden. Wir wissen heute, daß viele unserer wichtigsten Nutzfische des Meeres keine ausgedehnteren Wanderungen unternehmen; wir haben auf Grund der Planktonfänge, Trawlzüge und Markierungsversuche zwischen Larvenwanderungen, Wanderungen der jüngeren und solchen der geschlechtsreifen Fische unterscheiden und alle diese Wanderungen als aktive, nicht passive kennen gelernt. Dabei führt jede einzelne Fischart ihre eigenen Bewegungen aus und muß demgemäß für sich studiert werden (Franz).

Durch umfangreiche statistische Untersuchungen sind wir in der Lage, bei einzelnen Speisefischen der Nordmeere bestimmte Lokalrassen zu unterscheiden, die zu der Annahme berechtigen, daß das Wohngebiet der einzelnen Herden ein räumlich beschränktes ist und folglich die Hebung des Fischbestandes an irgendeinem Küstenpunkte durch künstliche Fischzucht auch wirklich dem Züchter Nutzen bringt.

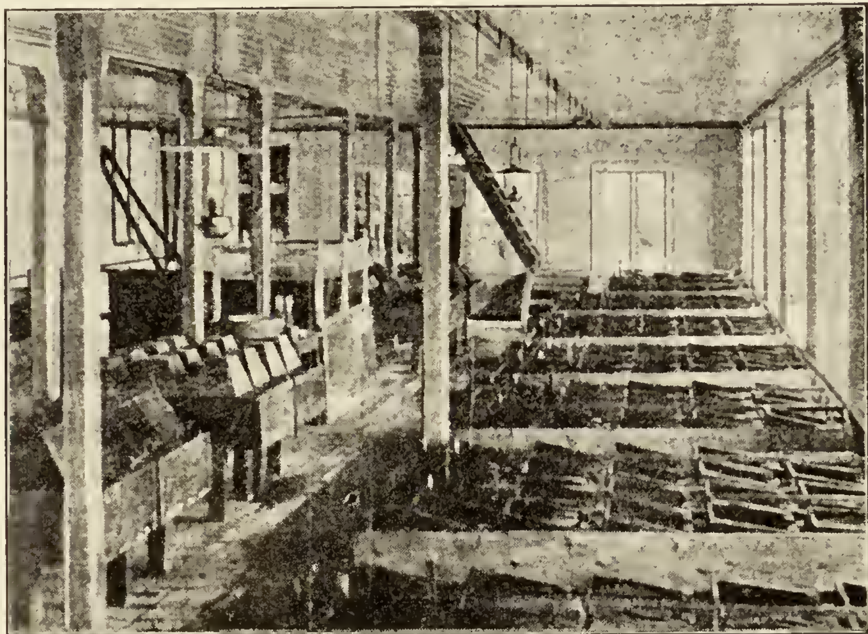


Fig. 279. Inneres der marinen Fischzuchtanstalt zu Floedewig. (Nach Baudouin.)

Kapitän Chester wird als der erste genannt, der die künstliche Befruchtung bei solchen marinen Fischen vornahm, deren Eier pelagisch leben; er bediente sich dabei der Methoden, die schon lange an Süßwasserfischen erprobt waren. Nachdem O. Sars schon 1866 auf die Möglichkeit hingewiesen hatte, Seefische, speziell Schellfische, zu züchten, ohne freilich zunächst bei seinen norwegischen Landsleuten Gehör zu finden, entschlossen sich 1878 die Amerikaner in Gloucester zu einem ersten Versuch. Schon im folgenden Jahre waren die Fischer von Gloucester überrascht von der Menge einjähriger Dorsche, die sich in Landnähe zeigten. Im Jahre 1881 gründete sodann Mac Donald bei Boston die marine Station von Woods Holl, im Februar 1884 Kapitän Dannewig die berühmte Fischzuchtanstalt zu Floedewig bei Bergen in Norwegen (Fig 279), gegenwärtig das erste Institut dieser Art in Europa; an demselben wurden schon im ersten Jahre 34500000 Jungfische gezüchtet. Dannewig gebührt auch das Verdienst, schon im Jahre 1884 die ersten Versuche mit der künstlichen Hummernzucht unternommen zu haben. Im Jahre

1889 erfolgte sodann die Gründung der Station in Dildo (Bai von Trinity), zwei Jahre später die Errichtung einer kanadischen Hummernzuchtanstalt, wenige Jahre nachher endlich wurde die Anstalt in Dunbar eröffnet, die gegenwärtig jährlich 30 Millionen Schollen züchtet.

Die eminente praktische Bedeutung derartiger Institute ist heute kaum mehr anzuzweifeln: in Woods Holl z. B. machen sich gegenwärtig bereits auffallend viele kleine Hummern bemerkbar.

Schwierig scheint vorläufig nur, die erreichbare obere Grenze dieser künstlichen Hebung des marinen Nutztierbestandes festzulegen.

Wir konnten in den vorstehenden Zeilen nur in rohen Umrissen ein Bild des Arbeitsprogrammes entwerfen, nach dem die Hydrobiologie vorzugehen hat, wenn sie sich dem Fischer als Führerin anbietet. Speziell für den Thalassographen dünkt es mich eine der erhabensten Aufgaben zu sein, in ehrlicher Gelehrtenarbeit sein Teil dazu beizutragen, daß der „Herr der Erde“ endlich auch im vollsten Sinne „Herr des Meeres“ werde und sachgemäß die reichen Schätze hebe, die der Ozean birgt.

Die große Bedeutung des Planktons im Haushalte der Natur rechtfertigt auch die Aufnahme der Planktonkunde in den Lehrplan unserer Schulen.

Die Planktonkunde fußt auf Beobachtungen in der freien Natur. Stiller Heimarbeit mögen unsere Laboratorien im Binnenland genügen: für das Studium des „freien Vagabundenlebens“ der Planktonwelt sind sie nicht ausreichend. Es mag kein Zufall sein, daß so häufig künstlerisch veranlagte Naturen sich ihrem Studium zugewandt, Forscher, die, wenn's sein muß, die Feder so sicher führen wie Zeichenstift und Pinsel. Dem feinsinnigen Schöngeist kann ausschließliche Laboratoriumsarbeit nicht genügen: die kindliche Freude am Schauen lockt ihn immer wieder zurück an die See, die Wiege des Lebendigen, heißt ihn, das Geschaute im Bilde festhalten, zwingt ihn, den Schweigsamsten, die erschaute winzige Wunderwelt ob ihrer Schönheit laut zu preisen.

Unsere Künstler ringen nach einem Stil, der einer im Grunde recht nüchternen Entwicklungsepoche der Menschheit, einem Zeitalter praktischer Erfindungen, glänzender technischer Fortschritte einen künstlerisch wahren Stempel aufdrücken soll.

Eine der wertvollsten Errungenschaften der neueren Zeit ist die Vervollkommnung des Mikroskopes. Der Medizin, der gesamten Naturforschung, der Technik ist es vielfach zum unentbehrlichen Werkzeug geworden — sogar in die geheimen Werkstätten der Nahrungsmittel-

fälscher hat es Eingang gefunden. Dem Künstler allein ist die Schönheit, die uns dieser unerschöpfliche Zauberapparat enthüllt, immer noch verborgen geblieben. Wohl haben Haeckel und Anheißer versucht, ihm im Bilde diese wahren „Kunstformen der Natur“ näher zu bringen. Aber auch in der Kunst will die lebendige Natur im Leben erfaßt sein; die Beobachtung des Lebenden entscheidet, ob sein Nachbild aus hartem Stein, festem Metall, weichem Ton oder durchsichtigem Glas geschaffen werden oder ob es, aus zarten Seidenfäden gewoben, auf feinem Gespinst erstehen soll. Die Planktonforschung hat uns mit einer ungeahnten Mannigfaltigkeit von Formen bekannt gemacht und damit der Goldschmiedekunst, der Glasindustrie, der Weberei eine Fülle prächtiger Vorwürfe zur freien künstlerischen Verwertung geboten. Nur ein unbedeutender Bruchteil der auffallendsten Makroplanktonten hat bis nun im Kunstgewerbe Verwendung gefunden: so ziert z. B. das Portal des Düsseldorfer Museums ein Quallenrelief, als Fries, und Seidenstoffmuster schmückten Quallen in zarten Farbentönen ein Interieur, das vor Jahren Mainelli und Jeserum im giardino pubblico in Venedig zur Ausstellung brachten. Für die moderne Kleinkunst aber scheint uns die mikroskopische Schwebewelt unserer Seen und des Meeres wie geschaffen: all die zierlichen Schalen der Planktondiatomeen, die kunstvoll aufgebauten Skelette der Radiolarien, die bizarren Panzer der Kruster wie die Zellgefüge der Desmidiaceen und die duftigen Gallertgebilde der Quallen und Salpen — sie alle könnten in der Hand des Künstlers zu geradezu charakteristischen Schmuckstücken unserer Zeit werden.

Aus den geheimnisvollen Tiefen der Warmmeere sind die schönsten dieser Miniaturschätze gehoben worden. So wären die gastfreien Forscherstätten an ihren sonnigen Küsten vor allem berufen, ihre Pforten, wie einst einer neuen Wissenschaft, so jetzt einer neuen Kunst zu öffnen. Die biologischen Stationen der Mittelmeerländer, die die Entwicklung unserer schönen Wissenschaft so wesentlich gefördert, könnten auch künstlerischem Streben neue Bahnen weisen.

An den Küsten des Meeres, der uralten Geburtsstätte der wundervollen Planktonwelt, des „*ἀφρός*“ der Griechen, könnten wir dann die Wiedergeburt der Einzigen, Ewigen feiern: zum zweiten Male würde sie aus den blauen Fluten emportauchen, die Göttin der Schönheit:

Ἀφροδίτη ἀναδυομένη.

Sachregister.

Die fettgedruckten Zahlen geben die Seitenzahl der Textillustrationen an.

A.

B.

D.

E.

I.

J.

K.

L.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

